Cours de Botanique

professé à la Faculté des Sciences de Lyon

PAR

J. BEAUVERIE

Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

LES GYMNOSPERMES

vivantes et fossiles

Ce cours est accompagné d'un Atlas de 38 planches

LYON

BOSC Frères, M. et L. RIOU

IMPRIMEURS-ÉDITEURS

—

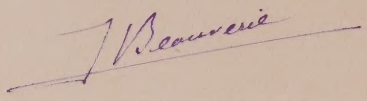
1933

LES GYMNOSPERMES

vivantes et fossiles

R 318 D
Tm 2
2r.

Tous les Exemplaires de l'ouvrage "LES GYMNOSPERMES" seront revêtus de la signature de l'auteur :



Bot

Cours de Botanique

professé à la Faculté des Sciences de Lyon

PAR

J. BEAUVERIE

Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

LES GYMNOSPERMES

vivantes et fossiles

Ce cours est accompagné d'un Atlas de 38 planches

29 1901 10. 33

LYON
BOSC Frères, M. et L. RIOU
IMPRIMEURS-ÉDITEURS

1933

1403.

I. — PARTIE GÉNÉRALE [1]

Généralités

Ce groupe, essentiellement fossile, est actuellement en voie de régression. Il n'a guère laissé que des résidus dans le monde actuel [2], d'où l'étrangeté de ses caractères et les *différences souvent très grandes qui existent entre les genres et même les espèces;* ce fait résulte de ce que les états intermédiaires ne nous sont pas parvenus, les lacunes correspondant à des groupes éteints. De même, la *répartition géographique* présente des localisations très spéciales, souvent fort étroites, ce qui indique *l'ancienneté du groupe,* existant avant la distribution actuelle des continents. Des formes ont été séparées les unes des autres il y a longtemps (en même temps que les continents) et n'ont pu ni s'étendre à d'autres continents, ni se mélanger. C'est le cas de l'Australie, isolée des autres continents dès le Crétacé, dont la flore a gardé des caractères de cette époque; on a dit que c'était « une flore fossile vivante ». Les diverses espèces de Gymnospermes, séparées ainsi les unes des autres, ont alors évolué avec des différences correspondant aux conditions écologiques particulières des contrées où elles se sont trouvées localisées.

Historique de la connaissance des Gymnospermes

La place à donner à ce groupe a particulièrement embarrassé les botanistes. On avait de toute antiquité réuni les Gymnospermes avec certaines Angiospermes arborescentes parce que c'étaient aussi des arbres.

---

(1) C'est par suite de circonstances indépendantes de notre volonté que ce « Cours » — pour quoi nous n'avions d'autre ambition que la polygraphie la plus courante — a pris la forme typographique du « livre ». Nous nous défendons d'avoir voulu écrire un livre, mais bien un simple cours essentiellement revisable d'année en année.

(2) Tandis que l'on compte environ 600 espèces de Gymnospermes actuellement vivantes, des estimations — d'ailleurs entièrement hypothétiques — suggèrent les chiffres suivants pour les temps paléontologiques : Crétacé inférieur, 10.000 ; Jurassique, 20.000 ; Permo-triasique, 10.000 ; Carbonifère, 5.000 ; Dévonien, 3.000 (Wieland). Il y a donc un apogée au Jurassique et une décroissance à partir de cette époque vers notre temps. Il ne subsiste plus, en effet, aujourd'hui, qu'un nombre relativement infime d'espèces vivantes, soit 600 environ; il faut les mettre en regard des 120.000 Angiospermes actuelles.

Le nombre des Angiospermes, à l'encontre de ce qui s'est passé pour les Gymnospermes, s'est accru d'une façon constante depuis le Trias, où l'on estime que se trouvent leurs premières traces.

Bernard de Jussieu en fit un groupe à part.

Mais *Antoine-Laurent de Jussieu* les place dans la grande famille des *Amentacées*, caractérisée par les inflorescences en châtons. Cette famille comprenait d'après Antoine-Laurent :

Les Fagacées ou Cupulifères,

Les Salicacées (Saules),

Les Juglandacées (Noyers),

Les Conifères.

Rappelons la classification des Phanérogames d'après Antoine-Laurent :

Phanérogames : { Dicotylédones : { Amentacées, y compris Conifères. / ——— / ——— } ; Monocotylédones. }

Chez ces plantes, on prenait l'ovule pour une fleur femelle, le tégument étant décrit comme carpelle. C'est pourquoi il n'était pas question de gymnospermie.

C'est *Robert Brown*, en 1827, qui établit la Gymnospermie des Cycadées et des Conifères et les opposa, sous le nom de Gymnospermes, à toutes les autres Phanérogames qui présentent l'angiospermie.

Phanérogames : { Gymnospermes. ; Angiospermes : { Monocotylédones. / Dicotylédones. } }

Brown montra que l'ovule n'est *pas renfermé dans un ovaire clos*, que le *pollen se rend directement sur l'ovule* sans intermédiaire d'un stigmate ; il découvrit la formation de *l'endosperme* avant la fécondation ; il signala même l'existence de cellules plus grandes au sein de l'endosperme et les appela « *corpuscules* ».

Malgré ce beau travail, pendant longtemps on continua à classer les Gymnospermes (Conifères) avec les Dicotylédones.

Hooker même les range dans les Dicotylédones, mais sous réserves.

C'est à la suite des travaux de *Hofmeister* que les Gymnospermes furent enfin placées dans un groupe spécial opposé aux Angiospermes. Hofmeister avait même indiqué qu'il apparaît dans le boyau pollinique, à son extrémité, des cellules libres; aussi émettait-il l'hypothèse que des Gymnospermes pussent produire des anthérozoïdes libres (comme

les Cryptogames vasculaires). On sait que cette prévision a été réalisée une cinquantaine d'années plus tard.

Mais, entre temps, ce fut l'illustre *Strasburger*, qui, de 1869 à 1872, décrivit avec tous les détails, la pollination, la fécondation, le développement des embryons, la structure de la fleur et du fruit chez de nombreuses Conifères, Cycadées et Gnétacées.

C'est à cette occasion qu'il découvrit la *caryocinèse*.

En 1872, *Van Tieghem* montra que le cône femelle des Conifères est une inflorescence et non une fleur et que le pied femelle de Cycas est une fleur femelle.

Enfin, en 1896, les Japonais *Hirase* et *Ikeno* découvrirent l'existence des anthérozoïdes (prévus par Hofmeister) dans le Ginkgo et dans le Cycas.

En 1897, l'Américain *Weber* les découvre chez le Zamia.

Affinités des Gymnospermes avec les Cryptogames vasculaires

Ces affinités sont très grandes. On croyait autrefois à l'existence d'un fossé entre les Cryptogames et les Phanérogames.

Les Gymnospermes font la transition ; ils paraissent même plus rapprochés, à certains égards, des Cryptogames vasculaires que des Angiospermes.

Les affinités sont marquées par la présence d'un prothalle femelle bien caractérisé : c'est l'*endosperme* qui produit les *corpuscules* assimilables aux archégones des Cryptogames vasculaires.

Dans certains genres, il y a des anthérozoïdes dans le boyau pollinique ; on peut dire, toutefois, que la *siphonogamie* (gamètes mâles conduits vers l'oosphère par le moyen d'un « siphon » ou tube pollinique) est une différence très importante avec les Ptéridophytes qui sont « zoïdogames ».

Certains caractères anatomiques les relient aux Cryptogames vasculaires.

Les Gymnospermes doivent donc bien être placés à la partie inférieure des Phanérogames ou Spermaphytes, sans qu'on puisse dire cependant que ceux-ci en dérivent *directement*, car les transitions reconnues sont insuffisantes pour l'affirmer.

Les différences entre les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires se sont encore atténuées par la découverte récente d'un grand groupe de plantes fossiles, les *Ptéridospermées* qui ont le port et les feuilles des Fougères mais dont les feuilles filicoïdes portent des *graines*. Ces plantes sont, par suite, des endoprothallées, des Gymnospermes, mais dont l'aspect ressemble tellement à celui des Fougères qu'on les avait rangées dans ce groupe, jusqu'au jour où le hasard permit de trouver l'appareil végétatif en connexion avec des graines.

Il existe trois classes de Gymnospermes vivantes :

I. — Cycadales.

II. — Conifères.

III. — Gnétales.

Les deux premières se rapprochent beaucoup des Cryptogames vasculaires. La troisième fait particulièrement transition avec les Angiospermes.

Cette diversité d'affinités fait qu'il est difficile de trouver un caractère absolument général pour tout le groupe.

On considère comme un caractère primordial le fait que les ovules ne sont pas protégés mais bien à nu. Ceci n'échappe pas à la critique : chez les Gnétales, l'ovule semble enveloppé dans un ovaire ; il y a donc une cavité ovarienne, mais pas de style ni de stigmate. Le caractère *astigmaté* est donc le plus général pour les Gymnospermes.

Caractères les plus généraux de l'appareil reproducteur (Pl. 1)

— L'absence de stigmate entraîne le dépôt direct du pollen sur l'ovule au niveau du micropyle : il y a une *chambre pollinique* formée au-dessous dans une excavation du nucelle.

— Le pollen de toutes les Gymnospermes est très abondant (on l'a comparé dans certaines circonstances à une pluie de soufre) et il est toujours transporté par le vent. Il arrive, par hasard, du fait de sa quantité, de sa masse, au contact d'un ovule qui le retient par un liquide mucilagineux émis par la chambre pollinique. Il y a, en somme, captation du pollen grâce à un appareil accessoire des organes femelles permettant la fécondation et suppléant au stigmate des Angiospermes. Le grain de pollen, arrivé dans la chambre pollinique, se transforme en boyau pollinique et son évolution s'arrête jusqu'à la maturité de l'ovule. Les phénomènes de la fécondation ont toujours lieu avec une extrême lenteur chez les Gymnospermes : quelques mois, un an, parfois deux ans (Pin sylvestre) ; tandis que chez les Angiospermes, la fécondation est très rapide : quelques minutes ou quelques heures.

— La formation aux dépens de la cellule-mère du sac embryonnaire ou macrospore, d'un véritable prothalle (*endosperme*) produisant des archégones (*corpuscules*) lesquels donneront chacun une oosphère ou gamète femelle.

— La macrospore n'est *pas libre* et, *a fortiori,* le prothalle qu'elle produit ; ils *restent inclus* dans l'ovule ou macrosporange. Les Gymnospermes sont donc bien des *endoprothallés* (comme les Angiospermes, d'ailleurs).

— *Différences entre l'endosperme et l'albumen.* Il faut noter que le tissu de réserve de la graine, dit *endosperme,* apparaît *avant* la fécondation de l'oosphère ; il résulte de la germination de la macrospore ; c'est bien une formation prothallienne : il appartient au *gamétophyte* (n chromosomes). Au contraire, le tissu de réserve de la graine chez les Angiospermes, dit *albumen,* apparaît *après* la fécondation dont il est une des conséquences ; il résulte de la fécondation et du cloisonnement du deuxième œuf : il appartient au *sporophyte* (2 n chromosomes).

L'endosperme et l'albumen ont le *même rôle physiologique* mais leur origine morphologique est, comme on le voit, très différente.

— *Ovule nu,* sauf chez les Gnétales qui font ainsi transition avec les Angiospermes. Cet ovule est *unitegminé,* sauf chez les Gnétales, et il est *orthotrope.* Le tégument de l'ovule se modifie, s'allonge pour donner la chambre pollinique.

— Les grains de pollen ou microspores sont sphériques ou ovoïdes, souvent avec deux ballonnets latéraux provenant du décollement de l'exine et de l'intine.

Dans le grain de pollen de certaines Gymnospermes, on trouve deux cellules séparées par une cloison cellulosique (pl. 11). La petite cellule va diviser son noyau pour donner deux cellules fécondatrices ou gamètes mâles, immobiles ou rarement mobiles (Cycas, Zamia, Ginkgo).

Dans un deuxième cas, la microspore donne par deux bipartitions successives une grande cellule et trois petites cellules séparées entre elles par des cloisons cellulosiques. La plus interne de ces cellules est la cellule fertile. Elle va se cloisonner pour donner deux gamètes mâles (voir pl. 11).

Dans le grain de pollen des Angiospermes, la cellule végétative ou prothallienne n'a jamais qu'une cloison de nature protéique.

— Absence de périanthe.

— Les Gymnospermes présentent la *Diclinie,* c'est-à-dire que les fleurs sont unisexuées et que chaque sexe est sur une plante différente.

— *Graines.* Elles ont une réserve abondante (endosperme). On peut trouver 1, 2, 4, 8 *cotylédons* suivant les genres (rarement un seul par avortement de l'autre). Un autre fait curieux, spécial à ce groupe, est la présence de chlorophylle développée dans les cotylédons.

Il y a chez les Gymnospermes, comme chez les Angiospermes et les Ptéridophytes, une énorme prédominance du sporophyte (plante proprement dite) sur les gamétophytes (mâle et femelle). Toutefois, ils constituent entre ces deux groupes, un intermédiaire bien marqué, car les gamétophytes, tout en étant bien plus réduits que chez les Ptéridophytes, le sont nettement moins que chez les Angiospermes. On trouve

d'ailleurs, à ce point de vue, une série remarquable de transitions bien graduées des Ptéridophytes aux Angiospermes en passant par les Gymnospermes. Le fait s'impose notamment en allant des Ptéridophytes hétérosporées aux Gymnospermes du type le plus archaïque, le moins évolué.

Caractère de l'appareil végétatif

La racine est *triacrorhize:* elle s'accroît par trois groupes d'initiales comme chez les Angiospermes (pl. 1), tandis que chez les Cryptogames vasculaires, la racine est *monoacrorhize,* sauf chez les Lycopodes et les Isoètes où elle est triacrorhize. Ce groupe établit une transition.

La tige des Gymnospermes est *monoacrocaule,* comme chez les Muscinées et les Cryptogames vasculaires, tandis que chez les Angiospermes, elle est triacrocaule. Chez les Gymnospermes, une cellule initiale unique donne un méristème homogène où on distingue plus tard trois régions: épiderme, écorce, stèle ou cylindre central.

Caractères anatomiques

Très généralement la tige a une structure *monostélique* normale avec B^1 centrifuge (centripète chez les Cryptogames vasculaires) et B^2 centrifuge. Typiquement les Cryptogames vasculaires n'ont pas de B^2. Nous savons que cependant, chez quelques types supérieurs de Cryptogames vasculaires vivantes ou fossiles, on voit se manifester un B^2 déjà bien différencié. Ce sont des cas de transition : Lycopodinées ; le fait s'observe aussi chez des groupes entièrement fossiles comme : les Lépidodendrées, les Sigillariées, les Sphénophyllées (pl. 1).

Composition histologique du bois

Le bois primaire est formé de vaisseaux généralement spiralés, comme chez les Angiospermes; mais, de plus, parfois aussi, chez les Cycadées et les Ptéridospermées, on trouve des vaisseaux scalariformes du type filicéen.

Le bois secondaire a des caractères particuliers : il n'y a pas de vrais vaisseaux, mais des vaisseaux imparfaits, sortes de fibres jouant un double rôle : conduction et soutien, tandis que dans le bois secondaire des Angiospermes, il y a des vaisseaux et, en plus, des fibres bien différenciées.

Ces vaisseaux imparfaits des Gymnospermes présentent sur leurs parois radiales des *ponctuations aréolées*. Ils sont appelés *trachéides* (pl. 19). Les rayons médullaires sont unisériés.

Chez les Cycadacées, on retrouve la structure imparfaite des trachéides dont les ponctuations aréolées passent souvent, par allongement de l'aréole, à l'ornementation scalariforme.

Liber des Gymnospermes. — Comme chez les Angiospermes, il comprend des tubes, des cellules de parenchyme, des fibres, mais les cribles des tubes sont imperforés et on n'observe jamais de cellules compagnes.

Transitions entre la structure anatomique des Gymnospermes et celle des Cryptogames vasculaires

Chez quelques Ptéridospermées, on observe la *polystélie* qui est un caractère filicéen. Dans la tige des Ptéridospermées et de quelques Cycadinées il y a fréquence d'un bois primaire centripète (le protoxylème est *exarche* — pôle à la périphérie — tandis qu'il est *endarche* — pôle vers le centre — dans les faisceaux à différenciation centrifuge). Ce bois primaire centripète coexiste avec un bois primaire centrifuge, c'est-à-dire que l'accélération basifuge, entraînant la suppression du bois primaire centripète dans la tige, ne s'est pas effectuée ici ; la structure superposée est apparue conjointement à la structure alterne.

Ici, la structure de la tige rappelle celle de la racine. Chez certaines Gymnospermes inférieures, il n'y a que du bois centripète : caractère filicéen. On trouve des cas de transition entre le bois centripète des Cryptogames vasculaires et le bois centrifuge des Spermaphytes.

C'est ainsi que dans le cas (pl. 3) du *Sphenophyllum* (Cryptogame vasculaire), on observe dans la tige trois faisceaux de bois primaire centripète lequel coexiste bientôt avec du bois secondaire de formation centrifuge.

Chez l'*Heterangium* (Ptéridospermées) (pl. 1), on trouve deux sortes de faisceaux de bois primaire : centripètes et centrifuges.

Ici, le caractère filicéen coexiste avec le caractère cycadéen. Le protoxylème est au milieu du faisceau : celui-ci est donc *mésarche.* Il y a ensuite formation de bois secondaire centrifuge. Au centre, dans la moelle, on trouve du bois primaire centripète mêlé à du parenchyme. L'accélération basifuge ne s'est pas faite dans ce cas et il y a coexistence de la structure alterne et de la structure superposée.

Chez les Gnétacées. — On trouve dans ce groupe des caractères de transition très nets avec les Angiospermes : le bois est hétéroxylé : en plus des trachéides, sortes de vaisseaux-fibres, sont des tubes de plus gros calibre, sortes de vaisseaux, mais possédant encore des cloisons transversales grillagées.

Morphologie externe des Gymnospermes

Ces végétaux sont des arbres et des arbustes à feuilles toujours vertes ; ces feuilles sont « persistantes ». Il y a, cependant, quelques rares

exceptions : le Mélèze et le Cyprès chauve perdent leurs feuilles en hiver. Ces végétaux ont un tronc bien développé. Chez les Cycadacées, il y a un axe principal dépourvu de ramification. Ailleurs, très souvent, il y a prédominance de l'axe principal sur les ramifications. Chez les Conifères, le tronc est élancé et ramifié, l'axe principal est bien développé. Les ramifications vont très régulièrement en diminuant de longueur de la base au sommet : d'où le nom de Conifères donné à un groupe important de Gymnospermes.

Les Gymnospermes actuelles sont des *xérophytes*. Il faut faire exception pour le Cyprès chauve (*Taxodium distichum*) ou Cyprès des marais des Etats ouest et sud de l'Amérique du Nord (Virginie, Floride).

Il est intéressant de considérer les rapports de dimension des feuilles avec les tiges et rameaux ; cela nous a valu d'ailleurs une classification des Gymnospermes.

C'est la classification de Lignier, il distingue deux catégories de Gymnospermes :

1° *Les Ptéridospermées, Cycadales et Bennettitales*

Dans ces trois groupes, on observe une prépondérance de la feuille par rapport à la tige ; cette dernière est relativement simple, massive, parfois même réduite à un bulbe ou à un rhizome sur lequel s'insèrent des feuilles excessivement ramifiées, à croissance terminale persistante et longues souvent de plusieurs mètres. Lignier crée pour ces trois groupes l'appellation de *Macrophyllinées.*

2° *Les Cordaïtales, Gingkoales et Conifères*

Ces trois derniers groupes sont, au contraire, caractérisés par la gracilité, l'allongement et la ramification extrêmement abondante de leur tige, ainsi que par la grande réduction de leurs feuilles. Par une sorte de compensation à l'abondance des rameaux, la feuille réduit la durée de sa croissance apicale, diminue sa lobation, réduit sa puissance relative jusqu'à devenir simple squame dans l'un des groupes les plus récents : Cupressinées (Cyprès, Thuja). Ces trois derniers groupes forment les *Microphyllinées.*

Evolution de ces types

C'est dès le début du Dévonien, peut-être avant, que les Cordaïtales (*Microphyllinées*) se sont caractérisées probablement par une adaptation aux milieux secs. Et, depuis, tout ce grand groupe semble s'être adapté à la *station xérophytique.* Exemple : les Conifères et les autres Gymnospermes actuelles.

Les *Macrophyllinées,* au contraire, continuèrent, sans doute pendant

toute la période primaire, à habiter les sous-bois humides et les lagunes d'eau douce ou saumâtre. Ce ne fut qu'à la fin de cette période et pendant l'époque secondaire qu'elles aussi devinrent xérophytes. Mais, par suite d'une hérédité mieux fixée, leur adaptation se fit sans changer les grandes lignes de leur organisation végétative, ni surtout les rapports de taille existant entre la tige et les feuilles. Exemple : les Cycas actuels.

Autres caractères particuliers des Gymnospermes

Toutes les Gymnospermes sont des plantes vivaces, arborescentes et, parmi les plantes arborescentes, celles qui vivent le plus longtemps. On ne peut définir l'âge exact de certaines d'entre elles, telles que *Sequoia* et *Taxodium* qui arrivent, aux Etats-Unis, à atteindre 140 mètres de hauteur sur 12 à 15 mètres de diamètre.

Ces arbres ont une *grande vitalité ;* ils résistent au feu, l'arbre pouvant, après l'incendie, se reconstituer par rebourgeonnement.

Les Gymnospermes présentent une régularité de formes qui leur donne des *caractères ornementaux :* les plus belles avenues du monde sont plantées de Gymnospermes. Blaringhem cite une avenue de Cryptomeria à Nikko (Japon), bordée sur 30 kilomètres de long d'arbres tous du même âge.

Toutes les racines des Gymnospermes sont envahies par des champignons filamenteux qui forment avec elles l'association dite *mycorhize.*

Répartition géographique des Gymnospermes

Les Conifères existent seulement dans les montagnes ou dans les régions tempérées froides. Ils s'étendent jusqu'aux limites de la végétation arborescente sur les hautes montagnes et vers les pôles.

On observe généralement une étroite localisation géographique des genres et même des espèces. On a attribué ce fait à la grande ancienneté des Gymnospermes qui existaient avant la répartition actuelle des continents ; ces groupes se sont trouvés séparés et ont pu évoluer isolément.

Nous reviendrons sur ce sujet en faisant l'étude des groupes.

Importance des Gymnospermes dans la flore mondiale

Ils constituent un phylum relativement petit mais très ancien. Ils furent très abondants dans les temps géologiques mais ne sont plus représentés aujourd'hui que par un nombre de formes relativement restreint : Cycadées, Gnétacées, Pins, etc. C'est un groupe essentiellement paléozoïque qui est en état de régression depuis le Jurassique ; on a émis l'hypothèse qu'il y vivait alors 20.000 espèces tandis que 600 seulement existent aujourd'hui.

Utilité pratique

Les Gymnospermes fournissent un très bon bois et de la résine (1), mais on ne trouve pas parmi eux de plantes alimentaires de quelque importance. Ils ont une grande valeur ornementale.

(1) Nous développons ces questions d'application dans notre cours de Botanique appliquée. On pourra consulter à ce sujet nos ouvrages sur les Bois : J. Beauverie, Le Bois, 2 vol., 1402 p., 485 fig., 16 pl., Gauthier-Villars, édit., Paris; J. Beauverie, Les Bois industriels, 1 vol., 420 p., 53 fig., *Encycl. Scientifique*, O. Doin, éditeur, Paris.

II. — PARTIE SPÉCIALE

Classification des Gymnospermes ou Astigmatés

On peut les diviser en 4 classes :

Ovules nus
- Graines naissant sur des feuilles ressemblant à celles des Fougères ; bois primaire centripète. — PTÉRIDOSPERMÉES.
- naissant sur des feuilles carpellaires différenciées
  - anthérozoïdes ciliés libres ; bois primaire centripète dans certains cas. — NATRICES.
  - antherozoïdes non ciliés, conduits à destination par un tube pollinique. — VECTRICES.

Ovule enfermé dans un ovaire en forme de sac et sans style — SACCOVULÉES.

Voici maintenant les principales subdivisions de ces classes :

I. — *Ptéridospermées* ou Cycadofilicinées : toutes sont fossiles.

II. — NATRICES
- *Cycadinées* (actuelles et fossiles) : Ex. Cycas et Zamia.
- *Bennettitinées* (toutes sont fossiles).
- *Gingkoïnées* (actuelles et fossiles).

III. — VECTRICES.
- *Pinacées.*
  - Abiétées (ex.: Sapin).
  - Cupressées (ex. : Cyprès).

  } Conifères.
- *Taxacées* (ex. : If). } Conifères.
- *Cordaïtacées* (toutes sont fossiles).

IV. — Saccovulées ou Gnétales. { Gnetum. / Ephedra. / Welwitschia.

Plus simplement, et sans tenir compte des formes fossiles, on a divisé les Gymnospermes en :

Cycadées — Conifères — Gnétacées.

Et, en tenant compte des formes fossiles, on a séparé sept groupes de Gymnospermes :

1° *Ptéridospermées* ou *Cycadofilicinées,*
2° *Cycadinées,*
3° *Bennettitinées,*
4° *Cordaïtinées,*
5° *Gingkoïnées,*
6° *Coniférées,*
7° *Gnétinées.*

Ce sont les sept divisions (ayant valeur de classes) adoptées dans les *Pflanzenfamilien* (2e édition, 1926) ; antérieurement, Engler rangea longtemps les Ptéridospermées (ou *Cycadofilices*) avec les Ptéridophytes.

Classification de Lignier, basée sur l'importance de la feuille :

I. — *Macrophyllinées :* Ptéridospermées, Cycadales et Bennettitales.

II. — *Microphyllinées :* Cordaïtales, Gingkoales et Conifères.

Il existe dans l'appareil reproducteur une différence notable qui concorde avec celles trouvées dans l'appareil végétatif (nous avons antérieurement, p. 8, parlé de ces dernières) :

Chez les *Macrophyllinées,* l'ovule est inséré sur la face supérieure du limbe, du côté du bois.

Chez les *Microphyllinées,* l'ovule est inséré sur la face inférieure du limbe, du côté du liber. Exemples: cas du Pin et du Sapin : le carpelle porte l'ovule sur le dos (nous expliquerons plus loin ces dispositions respectives (pl. 1).

La division des Gymnospermes en Macrophyllinées et en Microphyllinées paraît donc bien justifiée. De fait, elle est adoptée par divers botanistes paléontologistes, notamment Scott.

PTERIDOSPERMEES

Historique

La découverte de ce groupe est une des plus considérables que la Paléobotanique ait enregistrées.

Le nom de Ptéridospermées vient de deux mots : Pterido = fougère et sperma = graine. Ce groupe est ainsi nommé parce que les feuilles de ses représentants ont d'abord été considérées comme des frondes de Fougères jusqu'au jour où *MM. Oliver, Scott, Kidston, Grand'Eury* et *David White,* découvrirent qu'elles avaient porté des graines.

Grâce à eux, on apprit que les soi-disant « Fougères houillères », ou du moins la plupart, avaient porté des graines et rentraient dans la grande classe des Gymnospermes, dans l'intérieur de laquelle il a fallu créer un groupe spécial, celui des *Ptéridospermées.*

Adolphe Brongniart (1832) avait caractérisé des groupes de « Fougères » fossiles d'après les découpures des frondes et leur nervation. Comme on ne connaissait que des fragments de fronde sans fructifications, c'était seulement sur leurs caractères morphologiques qu'on pouvait établir une classification. Brongniart avait séparé dans ces Fougères fossiles les genres : Alethopteris, Sphenopteris, Pecopteris, Odontopteris, Neuropteris (fig. pl. 2).

On sait maintenant que Alethopteris, Odontopteris, Nevropteris et nombre de Sphenopteris, ne représentent que de fausses frondes de Fougères; elles portent des graines et appartiennent à la classe des *Ptéridospermées.*

L'ensemble des vraies fougères paléozoïques se trouve donc considérablement réduit. Il comprend uniquement des *Marattiales* (sporanges coriaces), auxquelles se rapportent la plupart des vrais Pecopteris. On a reconnu maintenant que le *Pecopteris Pluckeneti* porte des *graines,* mais *les autres Pecopteris* portent des *fructifications de Marattiales.*

L'ignorance où l'on est resté longtemps sur le mode de fructification de certains types de frondes a tenu à l'insuffisance des documents paléontologiques.

Cependant, l'Autrichien Stur avait eu, dès 1883, *la remarquable intuition suivante :* On rencontre constamment, disait-il, les frondes *d'Alethopteris, Odontopteris, Nevropteris,* etc., sans jamais y trouver de fructifications de Fougères, donc, ce ne sont pas des Fougères. On n'y attacha pas d'importance ; on pensait qu'on pouvait se trouver en face de fougères dimorphes, c'est-à-dire à pieds entièrement stériles d'une part

et à pieds fertiles d'autre part. Ces frondes sans fructifications représentaient donc des pieds stériles de fougères dimorphes.

En 1896, l'étude anatomique de tiges de ces frondes filicoïdes éveilla fortement l'attention ; on n'y observait pas la structure des fougères, mais bien des faisceaux libéro-ligneux collatéraux disposés en cercle. Ces faisceaux libéro-ligneux étaient constitués de bois primaire, à l'extérieur duquel se trouvait une zone plus ou moins épaisse de bois secondaire rayonnant, puis le cambium et le liber. Bref, on y trouvait des caractères anatomiques se rapportant à la fois aux Gymnospermes-Cycadinées et aux Fougères : monostélie, bois primaire centripète et centrifuge avec protoxylène *mésarche*. De 1896 à 1899, Scott, constatant cette double affinité pour les *Medullosa,* affirmait un lien phylogénétique entre les deux classes : Gymnospermes et Fougères, et considérait ces Medullosa comme *intermédiaires* entre l'une et l'autre classe ; il ajoutait *qu'il était fort possible qu'elles eussent porté des graines.*

Potonié (1897), pour tenir compte de cette double affinité, propose pour les Médullosées, Lyginodendrées et quelques autres plantes fossiles, le nom significatif de *Cycadofilicinées,* et il les plaçait entre les Fougères et les Cycadées.

Objections. — De fait, les caractères cycadéens observés n'étaient pas suffisants pour qu'on en inférât la nature *graine* des fructifications. En effet, ces caractères étaient contrebalancés par une série de caractères filicoïdes, il ne fallait pas attacher une trop grande importance aux formations secondaires ligneuses, car elles existent chez beaucoup de plantes paléozoïques non Spermaphytes : Calamodendrées, Lépidodendrées, Sigillariées, que leurs fructifications classent bien parmi les Cryptogames vasculaires.

Pour légitimer la création du terme Cycadofilicinées, il fallait trouver les graines.

Les choses en étaient là quand *Oliver* et *Scott* annoncèrent (1903) qu'ils venaient de reconnaître que certaines graines du genre *Lagenostoma* Williamson (pl. 2), étaient des fructifications de *Lyginopteris Oldhamia,* dans les tiges duquel ils avaient décrit antérieurement du bois secondaire, mais que l'on considérait comme fougères. Ils avaient trouvé ces graines entourées d'une sorte de cupule pédicellée divisée en 6 ou 8 lobes, portant, ainsi que le pédicelle, des glandes identiques à celles trouvées sur les nervures et pinnules de *Lyginopteris* qui se trouvaient dans les mêmes nodules, ces glandes ne se rencontrant sur aucune autre plante. D'ailleurs, on observait la même structure anatomique dans les pédicelles des graines d'une part, et dans les rachis et nervures des frondes d'autre part. Donc, attribution certaine.

Les graines (6 à 7 mm.) montrent une complexité qui les rapproche beaucoup des graines de Cycadinées. On trouva aussi les organes mâles.

La question fut donc tranchée pour les *Lyginopteris :* il faut y voir désormais de vraies Gymnospermes, malgré les ressemblances extérieures de port et de feuillage avec les Fougères.

On fit bientôt la preuve pour d'autres soi-disant Fougères sur lesquelles l'attention était attirée par les caractères anatomiques qu'elles présentaient.

Kidston (1903) montra chez des *Nevropteris* la transformation en graine de la pinnule terminale de chaque penne (fig., pl. 2).

Grand'Eury, un peu plus tard, établit que certaines graines à affinités cycadéennes, que l'on n'avait pas pu jusqu'ici trouver en continuité avec des plantes, doivent être rapportées à des *Alethopteris, Odontopteris* et *Nevropteris.* Pour cela, il avait repéré spécialement des dépôts du Houiller où les plantes paraissaient avoir été enfouies là où elles avaient vécu. Il y trouvait des associations constantes de certaines frondes et de certaines graines cycadéennes, toujours les mêmes. Il en concluait à leur relation réciproque. Il y a mieux, en 1904, il fut assez heureux pour mettre la main sur un amas de frondes fertiles du *Pecopteris Pluckeneti entièrement chargé de graines.* Ces graines, on les avait observées depuis longtemps à l'état isolé sans soupçonner leur relation avec le *Pecopteris Pluckeneti.* Elles ne sont plus substituées à des pinnules, comme dans des cas antérieurement découverts, mais se trouvent sur le bord de pinnules à peine modifiées (fig., pl. 2). Ces graines sont allongées. Ces Pecopteris à graines sont très différents de tous les autres *Pecopteris* qui sont pour la plupart de véritables Fougères. La ressemblance des feuilles résulte d'une simple convergence de forme affectant des organismes essentiellement différents. Beaucoup de Pecopteris ont des fructifications du type Marattiale. Les Marattiales se distinguent des Fougères proprement dites par la formation de sporanges dérivés, non du cloisonnement d'*une seule* cellule épidermique, mais d'un groupe de cellules épidermiques. Leur *paroi massive* est constituée par plusieurs épaisseurs de cellules et ces sporanges ne présentent *jamais d'anneaux.* Ces sporanges sont soudés entre eux (Synanges) (fig., pl. 2).

Revenons au *Pecopteris Pluckeneti :* les pinnules qui portent des graines ne sont pas très différentes des autres pinnules ; leur limbe est seulement un peu réduit. Les graines pendent librement à l'extrémité de la nervure principale de chaque lobe. Ce sont de petites graines ovales, aiguës, aplaties, bordées latéralement d'une aile très étroite.

L'ancien genre *Pecopteris* de Brongniart doit donc être démembré (mais il représente surtout des Fougères).

En 1905, David White avait constaté la continuité de certains *Adiantites* avec des graines.

A la suite de ces découvertes, on proposa un groupe des *Ptéridospermées* pour ces plantes à graines de l'époque paléozoïque à facies exté-

rieur de Fougères, les rappelant encore par différents caractères anatomiques, tandis que, d'autre part, elles se rapprochent des Cycadinées.

Il y a encore d'autres types à affinités ambiguës, dont on ignore pour l'instant le mode de reproduction, et qui restent dans un groupe d'attente sous le nom de *Cycadofilicinées.*

Affinités des Ptéridospermées

Ce ne sont ni des Cryptogames vasculaires, ni des Cycadacées. Elles constituent un *groupe intermédiaire* entre les deux embranchements des Ptéridophytes et des Spermaphytes.

Les Ptéridospermées se rapprochent visiblement des Cycadinées par leur appareil femelle provenant de la transformation d'une pinnule ou d'une penne en ovule, ainsi que par certains caractères anatomiques. D'autre part, on ne saurait les incorporer aux *Cycadinées,* même à titre de subdivision, car elles présentent des affinités et des caractères communs avec les *Fougères* à un degré que les Cycadinées ne présentent pas : port, fronde filicoïde, caractères anatomiques de fougères que l'on retrouve souvent soit dans les tiges, soit, surtout, dans le pétiole. La constitution des appareils mâles les rapproche aussi des Fougères car ils ressemblent beaucoup à l'appareil à microspores de ces plantes, à tel point qu'on n'avait pas hésité à les rapporter d'abord à des frondes fertiles de Marattiales. Les microsporanges sont associés en *synanges* comme chez celles-ci.

Pour toutes ces raisons, ces végétaux ne doivent être incorporés ni aux Filicinées, ni aux Cycadinées, mais constituer une classe à part, intermédiaire entre les deux précédentes : les *Ptéridospermées,* que l'on range dans le groupe supérieur des Gymnospermes.

Les Gymnospermes ont peut-être plus de rapports avec les Cryptogames vasculaires (1) qu'avec les Phanérogames Angiospermes. Les Gymnospermes diffèrent, en effet, des Angiospermes par beaucoup de caractères, notamment par les phénomènes intimes de la fécondation.

Les Ptéridospermées suggèrent naturellement l'idée d'une étroite filiation entre les Cycadinées et les Fougères, alors qu'on avait cru profond le fossé entre les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires. On voit, au contraire, maintenant, que par l'intermédiaire des Ptéridospermées, les Gymnospermes se rapprochent beaucoup des Cryptogames vasculaires : Fougères et certaines Lycopodinées fossiles, les *Lepidocarpon* (pl. 1). Ceux-ci ont des macrosporanges à une seule macrospore (en réalité, il y en a 4 mais une seule arrive à développement) envelop-

(1) Engler (in *Syllabus*) classait les *Cycadofilices* ou Ptéridospermées dans les Ptéridophytes. Toutefois, Gothan, dans la deuxième édit. des *Pflanzenfamilien,* les classe bien parmi les Gymnospermes.

pée d'une sorte de tégument. Cette macrospore semble rester incluse indéfiniment dans le macrosporange : caractère endoprothallé des *Spermaphytes*. La dissémination ne se fait que par la chute des bractées sporangifères entraînant les macrosporanges et la microspore qu'ils renferment. Il ne subsiste de différences avec l'ovule de Gymnospermes que dans le fait que la macrospore est encore libre dans le macrosporange.

A part cela, pas de différences essentielles avec les graines de Ptéridospermées ou des Cordaïtes, dont la fécondation de l'ovule n'avait lieu aussi, à ce qu'il semble, *que postérieurement à leur détachement de la plante-mère :* c'est un caractère des Cryptogames vasculaires. Chez les Angiospermes, la fécondation s'opère dans l'ovule adhérant à la plante-mère et l'embryon sera commensal de celle-ci.

Phylogénie

A la suite de ces découvertes, on a la tendance bien naturelle d'établir au point de vue évolutionniste une chaîne allant des Fougères aux Cycadinées par l'intermédiaire des Ptéridospermées. Celles-ci seraient dérivées des *Fougères hétérosporées* chez lesquelles, à un moment donné, une macrospore unique serait restée incluse dans le macrosporange et se serait ensuite transformée en sac embryonnaire.

En réalité, certains faits commandent la prudence à ce point de vue: 1° on ne connaît avec certitude aucune Fougère hétérosporée fossile ; 2° au fur et à mesure des découvertes, le nombre des Fougères paléozoïques se réduit de plus en plus et celui des Ptéridospermées augmente. On se demande si on pourra conserver à la Période primaire le nom de « *ère des Cryptogames vasculaires* ». Plus on s'enfonce dans le temps, plus les Ptéridospermées augmentent en nombre et plus les Fougères sont rares. C'est ainsi qu'on en trouve de moins en moins en descendant du Stéphanien au Westphalien et elles sont rarissimes au Culm et au Dévonien. Dès lors, il devient difficile d'affirmer que les Ptéridospermées sortent des Fougères, puisqu'il est possible que les Ptéridospermées aient précédé les Fougères.

Ce serait cependant aller trop loin que de renverser l'ordre de l'évolution en prétendant que les Fougères descendent des Ptéridospermées. On peut parler seulement d'une communauté d'origine.

L'interprétation la plus probable, d'après Scott, est non pas que les plantes à graines dérivent des Fougères, mais que les Spermaphytes ont passé par un stade semblable aux Fougères. Elles peuvent sortir avec elles d'un tronc commun, d'une race très primitive de plantes terrestres. On peut donc, dans la classification, établir un *parallélisme* entre Fougères et Ptéridospermées, bien plutôt qu'une filiation.

Il n'est d'ailleurs pas nécessaire que *toutes les plantes à graines* aient passé par un stade Ptéridospermée; il peut exister d'autres lignes parallèles.

Nous verrons plus tard que — d'autre part — les Ptéridospermées présentent aussi d'étroites analogies avec un groupe de Coniférales très ancien, les *Cordaïtales* dont les semences sont étroitement semblables.

Répartition paléontologique

Quelques types très évolués ont apparu avant la fin du Dévonien moyen et les « Fougères à semences » étaient bien représentées au Dévonien supérieur ; elles atteignent leur apogée au Carbonifère, subsistent au Permien, mais on n'en trouve plus au début du Trias ; elles furent remplacées par une grande invasion de Cycas (schéma *in* pl. 2).

Structure anatomique des Ptéridospermées
Rapports avec celle des Cycadées et des Filicinées

Nous étudierons trois types de structure :

Heterangium — Lyginodendron (ou Lyginopteris) — Medullosa.

Heterangium (pl. 3). — Le genre Heterangium, rencontré à divers niveaux, depuis le Culm jusqu'au Permien, est établi sur des *tiges monostéliques* dont l'axe central est formé de bois primaire centripète, composé de trachéides ponctuées, à ponctuations plurisériées ; ce bois est mêlé à du parenchyme. A la périphérie on trouve un certain nombre de faisceaux collatéraux en continuité directe avec les faisceaux libéro-ligneux se rendant dans les pétioles. Ces faisceaux périphériques sont constitués comme les faisceaux foliaires des Cycadacées, c'est-à-dire qu'ils sont bâtis suivant le type *mésarche* avec bois centripète et bois centrifuge. A l'extérieur de cette zone de faisceaux diploxylés, apparaît, dans les tiges plus âgées, le bois secondaire disposé en lames rayonnantes et constitué par des fibres aréolées.

En somme, à l'encontre des autres Phanérogames, la tige des Ptéridospermées possède du bois primaire centripète, comme la racine ; il y a, en outre, du bois primaire centrifuge. Dans la tige des Ptéridophytes, le bois primaire est centripète, comme dans ce cas. Mais, le double sens de formation du bois primaire est propre aux Cycadofilicinées fossiles et aux Cycadées actuelles.

On retrouve le caractère filicéen (bois primaire centripète) associé au caractère cycadéen (bois primaire centripète à côté de bois primaire centrifuge) chez certaines vraies Cryptogames vasculaires fossiles, par exemple, chez le Sphenophyllum (fig., pl. 3) rattaché, soit aux Equisétinées, soit aux Lycopodinées. L'accélération basifuge a été nulle dans la tige, la phase alterne persiste dans l'axe (caractère filicéen), mais, il

s'y ajoute la phase superposée (caractère cycadéen). Parfois, il y a des formations secondaires entourant les formations primaires. Les rayons médullaires sont d'origine secondaire.

Ces Cryptogames vasculaires fossiles constituent donc, avec les Ptéridospermées en général, des intermédiaires entre le type Fougère et le type Gymnosperme proprement dit.

Lyginodendron (*Lyginopteris*). — Les Lyginodendron (pl. 3), trouvés dans le *Houiller inférieur,* ont, comme les Heterangium, une tige monostélique, mais à stèle composée d'un certain nombre de faisceaux collatéraux répartis autour d'une *moelle centrale ;* ces faisceaux sont constitués exactement comme ceux des Heterangium : ils sont diploxylés avec bois centripète et bois centrifuge. Ces faisceaux deviennent en outre les points de départ d'autant de coins de bois secondaire (centrifuge), formés de lames rayonnantes de trachéides ponctuées (fibres aréolées) séparées par des rayons médullaires.

L'écorce offre la même constitution que celle des tiges d'Heterangium avec des bandes rayonnantes, entrecroisées, en coupe transversale, de tissu sclérenchymateux séparé par du tissu parenchymateux. Dans le sens longitudinal, ces bandes sclérenchymateuses s'anastomosent en réseau et donnent à la partie extérieure des tiges fossilisées du genre Lyginodendron un aspect grillagé caractéristique. *L'écorce* renferme enfin des *faisceaux destinés aux feuilles* (faisceaux foliaires), formations d'une grande importance au point de vue anatomique. Ces faisceaux, en s'écartant de l'axe de la tige, ne tardent pas à se dépouiller de leur bois secondaire, puis ils se divisent en deux branches jumelles (voir fig., pl. 3) ; en coupe transversale, ils se présentent avec l'aspect typiquement diploxylé, le bois centripète étant beaucoup plus abondant que le bois centrifuge. Leur ressemblance avec le double faisceau foliaire de certaines Cycadacées actuelles (Stangeria) est alors frappante.

Medullosa. — Ces plantes ont un grand intérêt au point de vue anatomique. Il en existe plusieurs types, notamment : *Medullosa anglica, Medullosa, Leuckarti, Medullosa stellata.* Le plus simple est *Medullosa anglica* (fig., pl. 3), découverte par Scott dans le Houiller inférieur du Lancashire. Les bases d'insertion pétiolaire sont attachées à la tige qu'elles entourent d'une sorte de carapace. *La tige est polystélique :* elle renferme trois stèles toutes semblables, chacune d'entre elles offrant à peu près exactement la constitution d'une stèle d'Heterangium : la stèle renfermant un axe de bois primaire à développement centripète, entouré de bois secondaire et de liber.

Les faisceaux se rendant aux feuilles sont, à leur origine, pourvus d'un bois secondaire avec liber concentrique ; mais, en traversant l'écorce, ils se réduisent à leur bois primaire et se divisent en cordons plus grêles à liber collatéral (fig. pl. 3) ; ils ont alors, comme ceux du

Lyginodendron, une structure rappelant celle des faisceaux foliaires des Cycadacées, mais cependant, ils en diffèrent en ce sens que *leur bois est exclusivement centripète,* la partie centrifuge n'étant pas représentée.

On connaît d'autres types de Medullosa, provenant des terrains *Stéphanien* et *Permien,* dont la structure est plus compliquée.

Leurs types principaux sont *Medullosa stellata* (fig., pl. 4), du Stéphanien et du Permien, et *Medullosa Leuckarti,* du Permien.

Medullosa Leuckarti (fig., pl. 3). — Leurs tiges sont polystéliques, de diamètre variable, comprenant, en général, dans leur région centrale, des stèles cylindriques de faible diamètre, n'ayant parfois la valeur que de faisceaux filiformes. Autour de ces petites stèles, sont un ou plusieurs cercles concentriques de stèles plus développées, aplaties en forme de rubans concaves vers le centre, parfois plus ou moins sinueuses, pouvant se souder sur un même cercle en un anneau continu. Toutes ces stèles ont une *moelle centrale,* ou du moins un axe central parenchymateux renfermant (comme chacune des trois stèles de *Medullosa anglica*) des groupes plus ou moins nombreux, irrégulièrement répartis, de vaisseaux primaires rayés ou spiralés ; chaque stèle est pourvue tout autour d'un anneau continu de bois secondaire centrifuge (par rapport au centre de la stèle, évidemment, et non de la tige toute entière) ; ce bois secondaire est formé de fibres à ponctuations aréolées, pluriséries, et entouré de liber sur tout son pourtour.

Medullosa stellata (fig., pl. 4). — La tige présente trois petites stèles en son milieu, entourées d'une grande stèle circulaire formant un anneau continu. On peut, en effet, considérer qu'il y a eu fusion latérale des stèles périphériques de *Medullosa Leuckarti.* Cette structure montre un acheminement de l'état polystélique à l'état monostélique.

Chez Medullosa stellata gigantea (fig., pl. 4), il se développe dans le parenchyme extérieur une ou plusieurs zones génératrices qui donnent des anneaux concentriques de formations secondaires, entourant la stèle périphérique. Ces anneaux, formés de bois secondaire et de liber, reproduisent ainsi la disposition bien connue des anneaux libéro-ligneux successifs des Cycas ou des Encephalartos.

Enfin, au voisinage de leur bord extérieur, le tiges de Medullosa présentent fréquemment de nombreux faisceaux hypodermiques de sclérenchyme, à section circulaire ou allongée dans le sens radial.

Intérêt des Ptéridospermées

On peut maintenant saisir dans toute sa plénitude l'extrême intérêt de ces plantes extraordinaires :

a) Au point de vue morphologique, elles présentent l'aspect des Fougères arborescentes.

b) Au point de vue anatomique, la structure de leur tige montre, à côté de caractères nettement filicoïdes, des caractères non moins clairement gymnospermiques. Les stèles *à bois centripète,* soit isolées comme celles d'Heterangium, soit multiples comme celles de Medullosa, constituent un caractère filicéen ; la prédominance du bois centripète dans les faisceaux foliaires est du même ordre. La *polystélie,* enfin, si nette dans les tiges de Medullosa, est encore un caractère filicéen.

Par contre, les formations de *bois secondaire centrifuge constitué de fibres aréolées,* sont caractéristiques des Gymnospermes. L'apparition de *bois primaire centrifuge* dans les *faisceaux foliaires* de Lyginodendron, faisceaux si semblables à ceux des Cycadacées actuelles, sont un autre point de contact avec les Gymnospermes. Enfin, la structure de la tige de *Lyginodendron* diffère peu de celle des Cycadacées actuelles. En outre, les tiges de *Medullosa* nous montrent, depuis *M. anglica* jusqu'à *M. stellata,* un *acheminement de l'état polystélique vers l'état monostélique* vraiment remarquable et les analogies structurales de la tige de *Medullosa stellata* avec celle de certaines Cycadacées actuelles sont si frappantes que Wordsell, puis Matte, ont voulu faire dériver les Cycadacées actuelles des Médullosées.

C'est pour bien marquer cette intrication de caractères anatomiques filicéens et gymnospermiques, que Potonié, en 1899, a créé pour toutes ces plantes le nom général de *Cycadofilicinées.*

Nous avons ainsi terminé l'étude des Ptéridospermées. Dans le groupe que nous allons aborder maintenant, les ovules, et par suite les graines, ne naissent plus sur des frondes filicoïdes mais sur des feuilles fortement différenciées : *les carpelles,* dont l'ensemble constitue la fleur.

Nous commencerons par l'étude des *Natrices.*

Classe II : *NATRICES*

Chez ces Gymnospermes, l'élément mâle est un anthérozoïde à cils vibratils. Le tube pollinique transporte bien les gamètes jusqu'à la chambre pollinique, mais là, ils se libèrent et nagent quelque temps dans un liquide, qui se forme aux dépens de la substance nucellaire avant d'atteindre les « corpuscules » (archégones) et d'y pénétrer par le col pour se fusionner avec l'oosphère. Chaque prothalle mâle produit deux anthérozoïdes.

Reproduction chez le Ginkgo biloba (fig., pl. 4). — Si on fait une coupe longitudinale à la partie supérieure de l'ovule, on voit que le nucelle se creuse pour former la chambre pollinique. Les grains de pollen arrivent dans cette chambre et s'y fixent par des crampons protoplasmiques. Les deux bords du nucelle désorganisé ne tardent pas à s'affaisser jusqu'à se rapprocher l'un de l'autre. Ils sont retenus par une saillie de l'endosperme, la columelle, qui est entourée de deux dépressions qu'on appelle les entonnoirs. La chambre pollinique, confondue alors avec les entonnoirs, renferme un liquide, provenant de la désorganisation des cellules du nucelle. Dans ce liquide, le grain de pollen achève de se gonfler. Chaque grain de pollen renferme une cellule stérile et deux cellules reproductrices. Le protoplasma du reste du grain forme des trabécules s'épanouissant à l'extérieur et permettant la fixation des grains. Sur chaque cellule reproductrice, on voit se dessiner une ligne en spirale (blépharoplaste) tout le long de laquelle apparaissent des cils vibratils (cf. fig., pl. 4). Les grains de pollen, en se gonflant, vont mettre chacun en liberté deux anthérozoïdes ciliés qui nagent un certain temps dans le liquide nucellaire ; puis chaque anthérozoïde pénètre dans le col d'un archégone et se fusionne avec l'oosphère.

Chez le Gingko, le rôle vecteur du tube pollinique, du « siphon », se trouve donc supprimé. C'est un cas intermédiaire entre les Cryptogames à anthérozoïdes et les Phanérogames siphonogames.

Chez les Zamia, les anthérozoïdes existent aussi, mais ils restent plus longtemps dans le siphon produit par la germination du grain de pollen. Puis le siphon se désorganise, les anthérozoïdes sont mis en liberté et nagent dans le liquide cellulaire.

Le Zamia constitue une transition entre le cas du Gingko et celui des Siphonogames typiques.

Ce groupe des Natrices présente le grand intérêt scientifique d'établir la transition entre les exoprothallées et les endoprothallées au point

de vue de la formation de l'œuf. Ici, comme dans le cas des exoprothallées, il existe, du moins quelque temps, des *anthérozoïdes libres*. Chez les endoprothallées proprement dites, les *anthérozoïdes dépourvus de cils vibratils* seront conduits par le *tube pollinique* jusqu'à destination, c'est-à-dire jusqu'à l'oosphère.

Les principaux types de Natrices constituent les ordres suivants :

ORDRES	FAMILLES
Cycadinées (vivantes et fossiles).	*Cycadacées.* / *Zamiacées.*
Gingkoïnées (vivantes et fossiles).	*Gingkoacées.*
Bennettitinées (exclusivement fossiles)	*Bennettitacées.*

Ordre I : CYCADINEES (Pl. 5-9)
Généralités

Ce sont des plantes des régions tropicales ou subtropicales. La tige est *simple* ou peu ramifiée, quelquefois courte et presque globuleuse. Mais, le plus généralement, elle est longue et dressée en colonne, portant au sommet un bouquet de grandes feuilles ou palmes. Les jeunes feuilles sont souvent enroulées en crosse comme celles des Fougères. L'ensemble de la plante rappelle à la fois le port des Fougères et celui des Palmiers. La tige s'accroît en épaisseur par le jeu d'une assise génératrice. Il n'y a pas de vrais vaisseaux dans le bois secondaire mais des vaisseaux imparfaits ou *trachéides*. Les fleurs sont toujours terminales sur le tronc, elles sont constituées par des carpelles épars ; il n'y a donc pas d'inflorescence : toute la plante constitue la fleur. Pas d'enveloppes florales. Ces plantes sont *dioïques*.

On distingue deux familles dans l'ordre des Cycadinées : *les Cycadacées et les Zamiacées*. Nous n'en séparerons pas l'étude.

La famille des Cycadacées comprend 9 genres et 107 espèces actuellement vivantes. Le groupe a sans doute acquis son individualité à une époque géologique fort reculée : Carbonifère supérieur et Permien (Cycadoxylées du Permien d'Autun) ; mais il ne paraît pas avoir pris un développement bien considérable pendant les temps primaires et les fossiles qu'on peut lui attribuer avec certitude sont d'un intérêt restreint. Le groupe a eu son apogée dans les temps secondaires. Tandis que les Ptéridospermées disparaissent brusquement à la fin du Permien, les Cycadacées s'épanouissent au Trias, comme s'il y avait une sorte de substitution (cf. schéma, pl. 2, en bas à droite).

Nous étudierons donc les Cycadinées d'après leurs représentants actuellement vivants, nous ne parlerons guère des représentants fossiles.

Appareil végétatif des Cycadinées

Les Cycadinées présentent toutes un port spécial : tronc le plus souvent unique, très surbaissé, parfois même bulbiforme, ou, au contraire, assez élancé, surmonté d'une couronne de feuilles palmées. Le tronc est complètement recouvert d'une carapace formée par les bases des pétioles des anciennes feuilles, ces dernières se renouvelant constamment, au fur et à mesure de la croissance de la plante.

Tige des Cycadinées

a) *Morphologie externe* (pl. 5). — A l'état jeune, la tige est toujours courte, surbaissée, plus ou moins renflée en tubercule. Chez quelques formes, chez *Bowenia,* par exemple, elle reste à cet état pendant toute la vie. Dans la plupart des genres, par contre, elle s'allonge, s'élève plus ou moins en colonne. Dans les genres *Encephalartos, Zamia, Dioon,* cet allongement reste peu accusé : la colonne ne dépasse guère 2 ou 3 mètres de hauteur. Chez le *Microcycas,* le tronc s'élève beaucoup plus haut et peut atteindre, dans les stations favorables, une taille de 10 mètres sur 0 m. 60 de diamètre. Chez certains *Cycas,* enfin, le tronc peut *exceptionnellement* atteindre 20 mètres de haut sur 1 de diamètre.

Le tronc est très souvent simple. Cependant, sa dichotomie n'est pas rare chez les types où il reste surbaissé, bulbiforme, pendant toute la vie (*Bowenia*). Chez toutes les autres Cycadées, le tronc est d'ailleurs susceptible de ramifications, mais d'une manière exceptionnelle.

L'influence du milieu paraît prépondérante dans le déterminisme de ces ramifications. Chez le *Microcycas calocoma,* Caldwell a montré que la tige atteint sa taille la plus haute, la plus élancée, dans les forêts ombragées ; la couronne des feuilles assimilatrices est ainsi portée dans la lumière. En terrain libre, au contraire, le tronc reste épais, plus ou moins conique et se dichotomise fréquemment. Des ramifications fort remarquables ont été provoquées par des soins culturaux particuliers chez des espèces à tronc normalement simple. Ainsi les Japonais ont réalisé deux curieuses variétés de *Cycas revoluta* à tronc très ramifié l'une et l'autre : dans la variété « *Hoso* », une tige cylindrique principale porte de petites tiges latérales, également cylindriques, très irrégulièrement disposées ; dans la variété « *Shishi* », le troni est ramifié en nombreux fragments tubériformes portant les feuilles sans aucun ordre apparent (pl. 5).

La surface de la tige n'est jamais directement visible, cet organe étant recouvert d'une carapace formée par la base des rachis des anciennes

feuilles : d'où l'aspect très écailleux de tous les troncs de Cycadacées. Cependant, peu à peu, et même chez Zamia et Stangeria, par exemple, assez rapidement, les bases pétiolaires finissent par se désagréger, laissant à nu la surface du tronc : les tiges sont alors écailleuses à leur partie supérieure, dans les régions jeunes, et deviennent lisses à leur base, dans les zones les plus âgées.

b) Structure de la tige (fig., pl. 5). — En coupe transversale, la tige des Cycadacées nous offre à considérer, quel que soit l'âge de l'individu étudié, trois éléments : la moelle, l'appareil vasculaire, l'écorce.

La moelle occupe, en règle générale, environ un tiers du diamètre total de la tige ; elle est ainsi beaucoup plus abondante que chez toutes les autres Gymnospermes actuelles. Cette moelle devient surtout un lieu d'accumulation d'amidon ; cette substance peut y atteindre une teneur permettant son utilisation, et l'on sait que l'on retire de la moelle des *Cycas*, des *Encephalartos* et d'autres genres encore, des farines alimentaires plus ou moins comparables au *sagou;* d'où le nom de « Palmier à sagou » vulgairement donné parfois aux Cycadacées. La moelle renferme encore des canaux gommifères. Enfin, chez Encephalartos, Cycas, Macrozamia, etc., elle contient, en outre, un système très compliqué de faisceaux, de signification encore peu étudiée, consistant chacun en un groupement libéro-ligneux dépourvu de protoxylème, s'anastomosant mutuellement et avec la zone interne de la couronne ligneuse principale en un réseau plus ou moins serré.

L'appareil vasculaire des Cycadacées comprend, en règle générale, dans le bois primaire, des *vaisseaux spiralés et scalariformes*, dans le bois secondaire, des *vaisseaux scalariformes et des fibres aréolées ;* ces éléments s'y trouvent mêlés en proportions variables suivant les espèces.

Au point de vue de sa disposition, l'appareil vasculaire de la tige des Cycadacées se comporte, *aux très jeunes stades,* d'une manière à peu près identique dans l'ensemble du groupe : il forme un cercle périmédullaire de faisceaux libéro-ligneux typiques.

Dans les tiges plus âgées, il faut, au contraire, distinguer, dès que l'épaississement commence, 2 *types* bien marqués :

Premier type (fig., pl. 5). — *Chez Zamia, Dioon, Stangeria et Ceratozamia,* l'accroissement secondaire est conditionné par l'activité permanente de la zone cambiale située entre le bois et le liber primaires. Cet accroissement est d'ailleurs excessivement lent, la zone génératrice reste telle pendant toute la vie de la plante, mais fonctionne d'une manière presque insensible. Il en résulte, dans les tiges âgées, une couronne unique de faisceaux libéro-ligneux, plus ou moins coalescents latéralement.

Deuxième type (fig., pl. 5). — *Chez Cycas, Macrozamia, Encephalartos et Bowenia,* la couronne libéro-ligneuse ne reste jamais unique, mais,

très tôt, le cambium primaire semble s'éteindre et un nouveau cambium apparaît alors dans l'écorce, à la périphérie de la première zone vasculaire, pour former une nouvelle couche de faisceaux. Puis ce cambium nouveau cesse à son tour de fonctionner et une assise génératrice de troisième ordre apparaît encore dans la région immédiatement contiguë de l'écorce, forme une couche vasculaire, et ainsi de suite.

Entre ces zones vasculaires, concentriques, dont les éléments, bois et liber, sont disposés avec l'orientation normale (bois interne, liber externe), on a souvent signalé de *petits faisceaux* à orientation inverse (bois externe, liber interne) (fig., pl. 5, type II).

Mais, dans ce second type, pas plus que dans le premier, l'accroissement en bois n'atteint jamais une réelle intensité : il reste toujours d'une grande lenteur et les couronnes libéro-ligneuses formées n'occupent jamais sur la coupe transversale de la tige qu'une fraction très restreinte du diamètre. *D'où cette notion générale importante que les Cycadacées sont des plantes à bois toujours peu développé, bien différentes en cela des autres Gymnospermes actuelles et des Angiospermes.*

Hypothèse de l'origine médulloséenne

Comment interpréter cette disposition des faisceaux dans la tige des Cycadacées ?

Pour le type I (pl. 5), la réponse ne paraît pas difficile : il s'agit d'une stèle unique à accroissement très lent, mais de type caulinaire banal.

Pour le type II (fig., pl. 5), on a admis aussi, aux premiers stades, l'existence d'une stèle caulinaire banale ; mais ici le cambium primitif n'aurait qu'une durée éphémère et ce seraient des cambiums nés successivement dans les régions voisines de l'écorce qui conditionneraient l'accroissement. Cherchant alors, parmi les Ptéridospermées, un type caulinaire analogue pour en faire l'ancêtre des Cycadacées actuelles, on trouvait, avec Scott, la tige de Lyginodendron, et l'on admettait la dérivation des Cycadées des Ptéridospermées monostéliques : des Lyginodendrées. Voilà la première interprétation du type II.

En réalité, cette interprétation très simple ne paraît pas d'une absolue sécurité. Elle n'explique pas certaines particularités du type II, les faisceaux d'orientation inverse, en particulier.

La considération de cette anomalie et l'étude des premières phases de l'épaississement de la tige *sur des germinations* de diverses Cycadacées, ont permis à *Wordsell* et à *Matte* d'adopter un autre point de vue. Des observations précises de Matte l'ont conduit à admettre que l'assise cambiale primaire, située entre les régions ligneuse et libérienne des premiers faisceaux de la tige, pouvait se recourber, sans perdre son activité, à l'extérieur de chacun des faisceaux et donner

ainsi un anneau compact libéro-ligneux, avec liber interne et bois périphérique. Les figures I et II représentent le début du processus (pl. 5, en bas et à droite).

Des coupures, se produisant très précocement, séparent les deux moitiés, externe et interne, de la masse libéro-ligneuse annulaire ; des fragments de la moitié externe disparaissent et celle-ci ne se trouve plus représentée que par quelques petits faisceaux à orientation inverse. Mais la zone cambiale de ces derniers n'a pas perdu sa vigueur ; elle peut, à son tour, se recourber vers le dehors, engendrant ainsi de nouvelles assises libéro-ligneuses, cette fois orientées normalement. Ce processus de plissement cambial, se répétant à plusieurs reprises, aboutira ainsi à plusieurs anneaux libéro-ligneux concentriques, alternativement normaux et inverses. Des pertes se produisent dans chacun de ces anneaux, des anatomoses s'établissent entre les parties subsistantes. On retrouve, évidemment ainsi le dispositif vasculaire du type II.

Wordsell, puis *Matte,* considèrent cette *formation par plissement* cambial de doubles masses libéro-ligneuses à bois externe et liber interne ou inversement, comme un *vestige d'une disposition polystélique,* analogue à celle caractéristique des tiges de *Médullosées.* C'est donc de ces Médullosées, et non du Lyginodendron, que ces auteurs veulent faire dériver les Cycadinées actuelles.

Et même *en ce qui concerne les Cycadacées du type I,* à une seule couronne libéro-ligneuse, Matte pense établir leur dérivation des Médullosées ; il considère que la couronne unique provient de la soudure, bout à bout, de plusieurs stèles isolées, identiques à celles de la tige des Médullosées (fig., pl. 4), mais dans lesquelles la *portion libéro-ligneuse interne à orientation inverse aurait complètement disparu.*

Matte voit une preuve à l'appui de cette conception dans la *structure particulière des très jeunes tiges* (*tiges de plantules*) *d'Encephalartos Barteri* (fig., pl. 8). Il n'existe pas ici de couronnes libéro-ligneuses, mais, à la base de la tige tout au moins, un certain nombre de stèles d'aspect médulloséen.

Vers la partie supérieure de l'axe, ces stèles se changent en bandes libéro-ligneuses ondulées, à orientation normale. On pourrait ainsi saisir, d'après l'auteur, la manière dont la structure polystélique s'est peu à peu transformée, au cours de l'évolution phylogénique, en structure monostélique et comprendre d'une manière satisfaisante *l'origine médulloséenne des Cycadacées.*

Appareil végétatif (suite)

L'écorce des Cycadinées est essentiellement constituée par un *parenchyme,* plus ou moins indifférencié, limité extérieurement, au moins dans les tiges âgées, par une couche de *liège,* et traversé par des

canaux gommifères, ainsi que par les *faisceaux libéro-ligneux destinés aux feuilles.* Ces derniers sont l'élément le plus important de l'écorce ; il convient de connaître leur course si particulière (fig., pl. 6). C'est *Mettenius,* dans son travail classique de 1860, qui a fait connaître cette course. Les faisceaux foliaires quittent le cylindre central par *couples ;* examinés alors, les deux faisceaux jumeaux ressemblent d'une manière frappante, chez certains genres (Stangeria, par exemple), aux faisceaux jumeaux de la trace foliaire des Lyginodendron ; ils ont, d'ailleurs, la même structure et comprennent un bois interne centripète et un bois extérieur centrifuge, et, enfin, le liber. Ce sont, en un mot, des faisceaux *diploxylés.* Les deux faisceaux, un peu après leur sortie du cylindre central, se séparent et se dirigent dans deux directions transversales diamétralement opposées de l'écorce ; ils s'infléchissent ensuite de manière à contourner le cylindre central, puis ils se rapprochent de nouveau, en face d'un point du cylindre central diamétralement opposé à celui par lequel ils étaient sortis, et tous deux pénètrent alors dans le rachis de la feuille correspondante, dès le seuil duquel ils se ramifient chacun assez abondamment.

En résumé, chaque faisceau décrit un demi-cercle complet autour du cylindre central ; tous deux forment à ce dernier une véritable ceinture ; d'où le nom de « *course en ceinture* », donné à ce parcours spécial des faisceaux dans l'écorce des Cycadacées. Chaque système de deux faisceaux en ceinture est *anastomosé* avec les systèmes analogues, sous et sus-jacents, destinés aux autres feuilles, par de nombreux filets vasculaires. C'est donc un véritable réseau ligneux qui existe dans l'écorce caulinaire des Cycadacées, réseau dont les mailles constituent une sorte d'armature contribuant, d'une manière efficace, à la solidité du tronc.

La feuille des Cycadinées (fig., pl. 6)

Cette étude doit comprendre, comme celle de la tige, deux parties : la morphologie externe et la structure anatomique ou morphologie interne.

a) Morphologie externe de la feuille

Rappelons seulement que la feuille des Cycadinées est essentiellement constituée par un rachis portant, sur chacun de ses côtés, une série de folioles ou pinnules. *Le rachis est toujours simple,* sauf chez Bowenia (fig.) ; dans cet unique genre, en effet, sur le rachis principal ou primaire, sont insérés, en opposition et par paires, des rachis secondaires portant des pinnules.

La forme des pinnules est généralement très lancéolée. Ces pinnules sont rigoureusement *entières* chez *Cycas, Zamia, Bowenia,* etc.; elles

sont finement *denticulées* au sommet chez *Stangeria; dentées sur presque tout leur contour* chez *Dioon ;* très diversement dentées ou denticulées dans le genre *Encephalartos ;* rappelons que dans ce dernier genre, les dents des pinnules, parfois réduites à un faible nombre, peuvent être, par contre, très développées et épineuses (cas typique d'*Encephalartos horridus*). Rappelons enfin que les pinnules des feuilles des Cycadacées sont toujours recouvertes d'un *enduit cireux.*

La nervation des pinnules est un caractère important à considérer. Chez le *Cycas,* il existe une nervure médiane, bien accusée sans nervures latérales. Chez *Stangeria,* il existe une nervure médiane sur laquelle s'insèrent des nervures latérales simples et finement dichotomisées ; la pinnule de Stangeria rappelle ainsi d'une manière étonnante les frondes fossiles (*du houiller, permien et surtout de l'ensemble du secondaire*) groupées sous le nom de *Ténioptéridées.* Ces Ténioptéridées, longtemps considérées comme appartenant aux Fougères, pourraient fort bien être des restes de Cycadinées. Enfin, dans la plupart des genres, les pinnules sont irriguées par un système de fines nervures parallèles. Chez le Dioon, il y a des petites nervures parallèles visibles seulement à la parti inférieure de la feuille. L'Encephalartos a des nervures parallèles ayant toutes la même importance.

La préfoliation ou vernation, c'est-à-dire la disposition des feuilles dans le bourgeon, ne saurait non plus être négligée. Cette préfoliation est variable suivant les genres. Ainsi, chez le *Cycas* (fig., pl. 6), les feuilles les plus jeunes ont un rachis parfaitement dressé, mais sur lequel les *pinnules* sont toutes enroulées en crosse ; chez les *Zamia* et *Stangeria* (fig., pl. 6), c'est le rachis qui, dans les feuilles très jeunes, est légèrement enroulé à sa partie supérieure, les pinnules étant étalées et plus ou moins appliquées les unes contre les autres. On peut voir là les vestiges d'une *préfoliation circinée du type filicéen,* mais des vestiges seulement car la courbure en crosse est toujours beaucoup moins accentuée que chez les Fougères. Enfin, chez *Dioon, Encephalartos, Macrozamia, Ceratozamia,* la préfoliation n'a plus rien de circiné : les bases des feuilles les plus jeunes sont parfaitement dressées, et les pinnules s'y insérant sont étalées ventralement et plus ou moins appliquées l'une contre l'autre.

b) Anatomie de la feuille

Sa connaissance se résume à peu près dans celle de la structure anatomique du rachis. Dans le tissu fondamental de ce dernier (parenchyme et faisceaux sclérenchymateux) se ramifient des canaux gommifères issus du tronc ; mais l'élément le plus important est l'*élément vasculaire.*

Disposition des faisceaux libéro-ligneux (fig., pl. 6). — Les deux

faisceaux foliaires, à leur entrée dans le pétiole, se divisent à plusieurs reprises et se disposent en un système présentant, en coupe transversale, l'aspect de la lettre grecque *oméga*. La figure représentant une coupe transversale d'un pétiole d'*Encephalartos* manifeste cette disposition d'une manière fort nette. Mais, il ne faudrait pas croire que ce dispositif en oméga soit aussi constant que le laissent entendre les classiques : très typique dans les pétioles de *Cycas* et de quelques autres genres, il se complique chez les autres au point de devenir méconnaissable. Ainsi, dans le dessin représentant une coupe transversale d'un pétiole de *Zamia* (pl. 6), l'alignement en oméga des faisceaux n'est plus que très difficilement saisissable.

La raison de ces perturbations réside principalement dans le mélange des traces foliaires (faisceaux libéro-ligneux provenant des pinnules) avec les faisceaux propres du rachis. Aussi arrive-t-il assez souvent que les faisceaux nettement ordonnés en oméga à la partie proximale (base) perdent ce dispositif dans la région distale, par l'adjonction progressivement croissante de traces foliaires.

Les faisceaux, envisagés en eux-mêmes, sont, comme *Mettenius* l'a montré pour la première fois, du type *mésarche ;* ce sont des faisceaux *diploxylés* (fig., pl. 7 et pl. 8) (caractère déjà présenté par la trace foliaire et les faisceaux foliaires dans leur course à travers la tige). Le bois centripète est toujours plus développé que le bois centrifuge; mais, dans aucun genre, ce caractère n'est aussi accusé que chez Stangeria. A mesure qu'on s'éloigne de la base, le bois centripète diminue et on arrive à la structure typique des Phanérogames.

Quelle est la signification de ce bois primaire centripète ?

Pour Chauveaud, ce bois primaire centripète des faisceaux mésarches n'est nullement comparable au bois primaire centripète des Cryptogames vasculaires ; il n'est pas comparable à celui du *Sphenophyllum* où l'accélération basifuge ne s'est pas faite. Ce bois primaire centripète du pétiole des Cycadacées serait une formation spéciale de signification inconnue. Il en serait sans doute de même des faisceaux mésarches des Ptéridospermées (Heterangium, Lyginodendron), du moins des faisceaux foliaires. Quoi qu'il en soit, cette question reste à l'étude.

La racine des Cycadinées (fig., pl. 8)

Les Cycadinées possèdent en général une *racine pivotante*. Cette racine peut devenir très épaisse par accroissement secondaire et son diamètre égaler celui de la tige ; elle est recouverte d'un fin chevelu de radicelles.

Nombre de ces racines latérales peuvent être le siège d'une association symbiotique intéressante avec des Nostocacées du genre *Anabaena*. Les extrémités radiculaires habitées par ces algues se déforment d'une

manière caractéristique, prenant un facies coralloïde (racines botryoïdes) et vont émerger au niveau du sol ; elles ont donc un géotropisme négatif.

Structure anatomique. — Le cylindre central primaire offre une structure radiculaire typique : c'est une stèle à deux pôles, parfois à trois ou quatre, rarement à cinq. Les massifs libériens alternent, suivant la règle, avec les pôles ligneux. *Le bois primaire* est essentiellement constitué par des vaisseaux spiralés et scalariformes. *Une zone cambiale* normale produit un anneau de *bois secondaire centrifuge,* formé de fibres aréolées, doublé d'un anneau de liber. Mais il semble que, chez *Cycas revoluta,* des *cercles cambiaux* successifs puissent se former de la même manière que dans la tige donnant, comme dans cet organe, plusieurs cercles libéro-ligneux concentriques emboités les uns dans les autres.

Appareil reproducteur des Cycadinées

Fleur femelle (fig., pl. 7). — La fleur femelle la plus simple qu'on puisse trouver est celle de Cycas. Elle est formée de feuilles carpellaires qui sont des feuilles transformées dont la forme est légèrement changée, ne présentant pas de chlorophylle, et dont les folioles les plus inférieures se transforment en ovules. Ceci est réalisé chez le *Cycas revoluta.*

Chez le *Cycas circinalis,* la transformation est plus accentuée. Chez le *Dioon edule,* tout le reste de la feuille se transforme en une écaille unique (écusson), encore allongée en limbe, sur l'axe de laquelle se trouve une partie saillante correspondant au rachis, mais il n'y a plus d'indices de folioles.

A partir de *Dioon,* les feuilles transformées en écusson sont groupées autour d'un axe ayant la valeur d'un rameau, et l'ensemble présente l'aspect d'un cône. Le nombre d'ovules devient fixe et égal à deux.

La transformation des feuilles ovulifères est encore plus accusée dans les genres *Zamia* et *Ceratozamia* où l'écusson n'est plus allongé en limbe mais tout à fait surbaissé, portant toujours deux ovules à sa partie inférieure et où l'étude anatomique ne montre plus que de vagues relations avec la feuille.

Cette série montre le passage des Cryptogames vasculaires aux Phanérogames. En effet, la feuille ovulifère de *Cycas revoluta* n'est qu'une feuille à peine transformée portant des macrosporanges, tandis que, dans l'écaille de *Zamia,* il y a une feuille tout à fait transformée et évoluée. Les carpelles sont épars chez le *Cycas ;* il y a inflorescence chez le *Zamia.*

Toute une série d'intermédiaires existe entre les deux par *Cycas circinalis et Dioon edule.*

Fleur mâle (fig., pl. 7). — On ne trouve pas les mêmes transitions ; ce sont toujours des cônes dans lesquels les écailles homologues de feuilles (mais très transformées) portent à leur partie inférieure des sacs polliniques déhiscents par une ligne longitudinale. Chez le Zamia, le cône mâle est plus petit que le cône femelle.

Structure de l'ovule (fig., pl. 7). — L'ovule comprend deux parties : une partie tégumentaire extérieure et le nucelle dans lequel se trouve le sac embryonnaire. Au point de vue vascularisation, il existe une particularité curieuse : il y a double vascularisation ; une première couronne libéro-ligneuse vascularise le tégument; une deuxième couronne, le nucelle. Lors de la transformation de l'ovule en graine après la fécondation, entre ces deux couronnes libéro-ligneuses, se différencie une coque extrêmement dure formée de tissu lignifié. A l'extérieur, le tégument se transforme en tissu charnu coloré en rouge chez le *Cycas*.

L'embryon comprend un suspenseur, un axe hypocotylé et généralement deux cotylédons, mais, suivant les espèces, il peut aussi y en avoir un ou trois.

Reproduction

Considérons les phénomènes intimes de la reproduction dans le cas du Zamia, par exemple : le nucelle est presque rempli par un prothalle femelle constitué de cellules nombreuses dont l'origine est la même que celle du sac embryonnaire des Angiospermes ; dans sa partie supérieure se forment des archégones. A la partie supérieure de ce prothalle, le nucelle, qui lui forme une assez mince couche de revêtement, est creusé de telle sorte que les sommets des cols des archégones se trouvent découverts. Cette cavité est la chambre pollinique, elle se remplira bientôt d'un liquide secrété par l'ovule.

Le pollen est un véritable prothalle mâle, comprenant, en outre de la grosse cellule végétative qui donne sa forme au grain, deux cellules : l'une, en avant, petite, qui représente un vestige d'anthéridie, l'autre, contiguë mais située en arrière, qui est la cellule reproductrice.

Lorsque le grain de pollen est arrivé dans la chambre pollinique, il se fixe à la paroi nucellaire et y germe en un tube pollinique. L'énorme noyau de la cellule reproductrice se divise en deux anthérozoïdes piriformes ; autour de leur sommet se dessine une ligne spiralée (blépharoplaste) portant de nombreux cils vibratils.

L'extrémité du tube pollinique s'ouvre alors dans la chambre pollinique où pendait sa partie libre et les anthérozoïdes gagnent en nageant les cols d'archégones ; ils se fusionneront chacun avec une oosphère, tandis que leur bande ciliée est abandonnée à sa surface.

Principaux genres et répartition géographique

Les Cycadinées vivantes constituent un petit groupe naturel comprenant seulement 9 genres et moins de 107 espèces. Toutes sont tropicales ou subtropicales.

Quatre genres appartiennent exclusivement à l'hémisphère occidental (Amérique) : Zamia, Ceratozamia, Dioon, Microcycas. Les cinq autres appartiennent à l'hémisphère oriental.

Genre Cycas : Les Cycas peuvent atteindre d'assez grandes dimensions, il y en a qui dépassent 20 mètres ; tronc élancé, cylindrique, recouvert à l'état permanent par une cuirasse formée par les bases des feuilles. Les feuilles sont de longues palmes constituées d'un axe sur lequel s'insèrent des folioles à une seule nervure. Les carpelles sont des feuilles à peine modifiées. Il en existe environ 16 espèces :

Le *Cycas revoluta* (Sud du Japon) : la moelle fournit du sagou plus ou moins grossier, d'où le nom de palmier à Sagou qu'on lui donne quelquefois.

Cycas circinalis (Iles de la Sonde).

Cycas media (Australie), peut atteindre 23 mètres de hauteur.

Genre Stangeria : Stangeria paradoxa du Cap.

Genre Bowenia : Bowenia spectabilis du Queensland (Australie).

Genre Dioon : tronc ne dépassant pas 1 mètre de hauteur, écailles ovulifères allongées et pointues, écailles staminifères courtes.

Deux espèces (Mexique) : *Dioon edule, Dioon spinulosum.*

Genre Encephalartos : tronc d'abord surbaissé, pouvant s'allonger ensuite à 2 ou 3 mètres de hauteur.

Douze espèces en Afrique (moitié occidentale de l'Afrique du Sud) : *Encephalartos Altensteinii ;*

Encephalartos caffer, qui fournit aux indigènes Hottentots une farine comestible ;

Encephalartos septentrionalis de Schweinfurth (terre des Niam-Niam Sud du Soudan aux confins des Congo français et belge).

Genre Macrozamia (Queensland et Nouvelle-Galles du Sud) : les 14 espèces sont australiennes.

Genre Zamia (Amérique centrale et partie septentrionale de l'Amérique du Sud) :

Zamia Skinneri (Guatémala) ;

Zamia pigmaea (Antilles).

Genre Ceratozamia (Mexique) : 6 espèces.

Genre Microcycas (île de Cuba) : une seule espèce :

Microcycas calocoma.

Ordre II : GINKGOINEES (Fig. pl. 9 et pl. 4)

Généralités

Cette classe est représentée aujourd'hui par une seule espèce : le *Ginkgo biloba,* déjà développée dans le Permien et qui s'est conservée intacte jusqu'à nos jours.

Le *Ginkgo biloba* a joué un rôle extraordinaire depuis 1897, époque à laquelle deux savants japonais, Ikeno et Hirase, découvrirent chez cette plante des anthérozoïdes. Cette découverte donna une grande impulsion à la Génétique et à la Phylogénie. Autrefois, on rangeait le Ginkgo parmi les Conifères (Taxacées). On sait aujourd'hui qu'il rentre dans l'ordre des Natrices (les Conifères étant des Vectrices).

Evolution paléontologique

On distingue nettement plusieurs espèces de Ginkgo dans le Carbonifère supérieur, mais il est probable (si l'on tient compte de restes douteux) que leur antiquité est plus grande encore. On les suit dans le Permien, dans le Trias, et leur apogée semble être dans le médio-Jurassique. On trouve dans ces terrains le Ginkgo et des formes voisines, notamment les *Ginkgoïtes* (à feuilles plus découpées) et le genre *Baiera* (plus grand nombre de sacs polliniques à chaque étamine).

Après le Jurassique, les *Ginkgoales* perdent leur importance pour n'être plus représentées que par le *Ginkgo biloba* qui a persisté jusqu'à l'époque actuelle, où on ne le trouve plus d'ailleurs à l'état sauvage, mais conservé par les soins de l'homme.

Les feuilles rappelant, aux dimensions près, la forme des pinnules d'Adiantum, cette plante a été aussi appelée : *Salisburya adiantifolia.*

Appareil végétatif

Le *Ginkgo biloba* est un arbre de belle taille. Depuis très longtemps cultivé dans nos parcs, il n'existe plus à l'état sauvage et ce n'est qu'avec doute qu'on peut attribuer son origine géographique au Japon et à la Chine. Il a été conservé en grande partie par la piété des Bouddhistes de l'Extrême-Orient qui le considèrent comme un arbre sacré.

Les feuilles ont un pétiole ; leur limbe est large et incisé dans la partie médiane; elles sont caduques.

Il y a deux sortes de rameaux : les uns sont longs et portent les feuilles stériles ; ces *rameaux longs* donnent naissance, de côté et d'autre, à des *rameaux courts* sur lesquels se développent les organes reproducteurs.

Appareil reproducteur

Les fleurs sont unisexuées et dioïques. Chez un pied femelle, on voit un rameau court (ou plutôt plusieurs rameaux courts) portant, à l'extrémité, des feuilles et de longs pédicelles. Chacun de ces longs pédicelles se dichotomise et chaque ramification se termine par un ovule.

Comment a-t-on interprété ce *rameau femelle ?*

Ancienne interprétation (*Van Tieghem*)

D'après cette théorie, le pédicelle équivaudrait à deux carpelles soudés dont les extrémités distales sont libres et portent chacune un ovule. Ces extrémités du pédicelle se renflent en forme de coupe au-dessous de chaque ovule, et ce renflement est considéré comme une *arille rudimentaire.*

Interprétation actuelle

Le pédicelle est un axe ou rameau qui se ramifie et donne naissance à deux carpelles. Cette théorie trouve une justification dans certains *cas anormaux* où le renflement annulaire se transforme en feuille ; c'est donc, en effet, qu'il a une origine carpellaire.

On peut démontrer que l'axe du strobile équivaut à un rameau, à un pédoncule floral, et non à deux carpelles soudés :

a) *Démonstration anatomique :* le *pédicelle* a une *structure à symétrie axile* comme une tige et non une structure bilatérale à plusieurs faisceaux isolés, comme cela aurait lieu dans une feuille.

b) *Démonstration morphologique :* dans certains cas anormaux, le *pédicelle est très ramifié* (cf. fig., pl. 9) et porte de nombreux ovules.

Conclusion : le pédicelle est non point une feuille carpellaire, comme le voulait Van Tieghem, mais un axe portant des feuilles carpellaires avec leurs ovules ; l'ensemble constitue un *strobile,* assimilable au strobile des Gymnospermes, en général.

Fleur mâle (fig., pl. 9). — De l'extrémité d'un rameau court se détache un axe qui porte des étamines nombreuses. L'étamine se compose d'un pied qui porte deux sacs polliniques. Chaque axe porte deux rangées d'étamines.

Graine et fruit (fig., pl. 9)

Après fécondation, un seul des deux ovules portés à l'extrémité du pédicelle se développe. Il devient une graine volumineuse, sphérique, ayant à la base un court arille (carpelle). Le tégument comprend deux parties : une partie extérieure charnue, une partie interne coriace, lignifiée. Ce fruit est une fausse drupe. Par ce fruit et leurs organes mâles, les Ginkgo présentent plus d'affinités avec les Cordaïtes qu'avec les Conifères.

Le caractère de Gymnospermie est donc très marqué: l'ovule est nu et la graine reste nue ; aucune protection comme chez les Conifères où les écailles du cône finissent par enfermer les graines dans des logettes.

Cette condition est défavorable, aussi le Ginkgo est-il en voie de disparition dans les pays où la plante est spontanée. Pour la conserver plus sûrement, les Japonais et les Chinois la plantent autour des pagodes et dans les cimetières.

L'origine géographique du Ginkgo est incertaine. C'est seulement en Asie qu'on le trouve à l'état spontané, et représenté par une seule espèce. Les Ginkgo étaient très répandus (comme nombre d'individus) au tertiaire, notamment au Groënland et, plus tard, plus au Sud, par exemple, à Varenne, près du lac Chambon en Auvergne (époque mipliocène). Par suite du refroidissement, il y a eu migration du Ginkgo des régions polaires vers des régions plus méridionales. Des types voisins y ont existé au Secondaire et même au Permien et au Carbonifère.

Ces faits sont donc en relation avec *l'évolution des climats :* l'ère tertiaire a vu, en même temps que de grands bouleversements continentaux, une transformation des climats, qui est de la plus grande importance pour l'évolution des flores.

En Europe et en Amérique, on constate depuis le début du Tertiaire, un refroidissement du climat à partir du pôle (hémisphère nord).

Les plantes fossiles démontrent dans le Secondaire un climat subtropical jusqu'au voisinage du cercle polaire.

Nous trouvons encore le Ginkgo au Groënland au début du Tertiaire. Plus tard, au Mi-pliocène, il faut descendre à la latitude de l'Auvergne pour le trouver. Et, enfin, actuellement, on ne le rencontre plus qu'aux latitudes plus basses de la Chine et du Japon.

Le genre Dicranophyllum

On rattache au Ginkgo le genre *Dicranophyllum* (fig., pl. 9), qui est exclusivement fossile. Ces plantes apparaissent dans le Culm et abondent au Stéphanien et au Permien. Elles ont une allure très spéciale, sont pourvues de feuilles étroites rigides, semblables aux aiguilles de Conifères, mais deux ou trois fois bifurquées. Le tronc est ramifié ; il y a des rameaux longs et des rameaux courts. Le bois secondaire est formé de *trachéides.* Les rameaux fructifères portent les graines fixées sur la base des feuilles. Par leur appareil fructifère, ces plantes se rapprochent des Ginkgoales.

Réumé des caractères généraux des Ginkgoales

— La tige est ramifiée.

— Les vaisseaux manquent dans le bois secondaire.

— Il y a des rameaux longs et des rameaux courts.

— Les feuilles sont plus ou moins entaillées.

— Les fleurs sont unisexuées et dioïques.

— La fleur mâle porte de nombreuses étamines à deux sacs polliniques (microsporanges).

— Les anthérozoïdes présentent une spirale à trois tours portant de nombreux cils vibratils.

— Ovules droits. Il y en a un ou deux formant strobile rudimentaire à l'extrémité d'un axe mince, en forme de pédoncule, placé lui-même (en compagnie d'autres pédoncules et de feuilles) à l'extrémité d'un rameau court.

— La fécondation a lieu dans l'ovule tombé, mais après la pollinisation de la chambre pollinique et résulte du développement d'un tube pollinique qui se fixe au nucelle par des crampons protoplasmiques. Avant la fécondation, il y a fonte de la partie supérieure du nucelle et chute des spermatozoïdes dans le liquide qui en résulte ; ils y nagent et peuvent atteindre ainsi les archégones, comme cela se passe chez les Cycadales.

— Le groupe renferme une seule famille : les Ginkgoacées.

Ordre III : BENNETTITINEES

(Exclusivement fossiles) (pl. 9 et 10)

On les désigne aussi sous le nom de Bennettitales si on les considère comme formant une classe. Le groupe comprend une seule famille : les Bennettitacées. Ce sont des plantes exclusivement fossiles. Le type principal est le genre *Bennettites* ou *Cycadeoidea.*

Distribution paléontologique

Les Bennettitales forment avec les Cycadales actuelles la série désignée par Nathorst sous le nom de *Cycadophytes.*

Les Bennettitales sont, pour ainsi dire, *les Cycadées de l'époque secondaire* (pl. 38), elles jouaient dans la flore mésozoïque un rôle aussi important que les Dicotylédones dans la flore actuelle.

Elles apparaissent dans le Permien, où elles sont encore fort rares, et se multiplient rapidement à la fin du Trias ; elles atteignent leur *apogée dans le Jurassique.* Elles diminuent rapidement à la fin du Wealdien (Jurassique supérieur — Crétacé inférieur). Dans le Crétacé moyen, le Crétacé supérieur et le Tertiaire, les restes de Bennettitées

sont excessivement rares et d'ailleurs douteux car il est généralement impossible de dire si l'on a affaire à des formes parentes des Bennettitées ou des Cycadées actuelles.

Au point de vue de leur *appareil végétatif* (fig., pl. 9), les représentants des Bennettitées ne diffèrent des Cycadales actuelles que par des caractères de peu d'importance, mais ils s'en distinguent profondément par leurs organes reproducteurs.

Les plus riches *gisements* sont aux *Etats-Unis* où *Macbride, Ward, Marsh* et *Wieland* les ont fait connaître. En Europe, les plus importants sont ceux de *Lunz* (Autriche) dans le Keuper (Trias supérieur), les couches du Jurassique moyen du *Yorkshire* et les couches bathoniennes de *Brora* (Nord de l'Ecosse).

Appareil végétatif des Bennettitinées

I. — *Aspect général des tiges* (fig., pl. 9)

Tronc en colonne courte et massive, couvert de cicatrices foliaires en forme de losanges ; il est généralement indivis ou plus ou moins ramifié vers la base. A la partie supérieure du tronc se plaçaient les palmes et les fleurs. Dans la plupart des cas, les tiges mesuraient au maximum quelques pieds de hauteur : *Cycadella* mesure 35 centimètres de longueur et 20 centimètres de diamètre ; *Cycadeoidea* (1) *gigantea* a jusqu'à 1 m. 18 de longueur ; *Cycadeoidea Jennerjana* atteint 3 à 4 mètres.

II. — *Structure anatomique de la tige*

Elle comprend une moelle centrale autour de laquelle se trouve un cercle unique de faisceaux libéro-ligneux collatéraux comprenant du bois centrifuge, puis du liber (*faisceaux endarches*).

Structure des faisceaux foliaires : ce sont des faisceaux collatéraux comme ceux des tiges correspondantes ; mais, contrairement à ces derniers, ils possèdent en général, en dedans de leur bois centrifuge, *du bois centripète :* ce sont des faisceaux mésarches, diploxylés. On retrouve cette structure dans les faisceaux des feuilles chez les Cycadacées actuelles (Mettenius). Pour Chauveaud, ce bois primaire centripète constituerait une formation tardive, surajoutée, indépendante de l'appareil conducteur typique et non assimilable, par suite, au bois primaire centripète du Sphenophyllum et des Cryptogames vasculaires (voir p. 30).

---

(1) *Cycadeoidea* et *Bennettites* sont des termes synonymes s'appliquant à un même genre de plantes fossiles. Les Cycadoïdées de Scott comprennent les *Bennettites* et les *Wielandiella.*

Appareil reproducteur

Les fleurs sont unisexuées ou hermaphrodites. Nous décrirons le type hermaphrodite (cf. pl. 9).

L'inflorescence d'une Bennettitée comprend un réceptacle bombé (extrémité de l'axe) portant des écailles étroitement serrées les unes contre les autres.

Ces écailles sont de deux sortes, alternativement fertiles (écailles séminales, et stériles (écailles interséminales). Les écailles stériles sont renflées au sommet se terminant un peu au-dessus des ovules. Les écailles fertiles se terminent chacune par un ovule (macrosporange) orthotrope, à un tégument allongé au sommet en tube micropylaire.

Les écailles interséminales entrent en contact les unes avec les autres, vers leur extrémité distale, suivant des lignes droites, de telle sorte que le cône de l'inflorescence vu par-dessus présente un aspect de croûte marquée de dessin polygonaux (sommet des bractées stériles), circonscrivant des dépressions ou ouvertures dans lesquelles s'aperçoit le sommet d'un tube micropylaire ; c'est là le niveau d'une écaille fertile. Les graines étaient nombreuses et pouvaient atteindre plus de 500 par fleur ; le fruit avait environ 7 centimètres de diamètre.

Autour de cette portion conique centrale et recouvrant les macrosporanges avant l'épanouissement de la fleur, se trouvaient des microsporophylles (feuilles portant les microsporanges) à ramifications pennées. Chaque penne porte un double rang de microsporanges. Les microsporanges ont une paroi pluricellulaire et sont soudés entre eux : ils forment un *synangium pollinifère* construit sur le même type que le synangium sporifère des Marattiales (1). L'abondance du pollen résultant de ce dispositif laisse supposer que ces fleurs étaient anémophiles. Si on a affaire à une fleur en bouton, les microsporophylles sont repliées, enroulées sur elles-mêmes en spirale au début, circinées (caractère filicéen). Enfin, le tout est entouré de bractées velues qui forment une sorte de périanthe. L'ovule ou macrosporange est porté à l'extrémité d'un pédicelle et renferme une seule macrospore qui germe sur place pour donner un petit prothalle ; ces plantes sont donc des *endoprothallées*. L'embryon se développait et se disséminait avant la germination, il se produisait donc des graines.

La graine a pu être complètement étudiée, notamment dans une espèce trouvée à l'île de Wight (*Bennettites Gibsonianus*) ; son embryon possède deux cotylédons, comme les Cycadées actuelles, mais, à l'encontre de celles-ci, il est dépourvu d'endosperme, ce qui crée une ressemblance avec les Angiospermes.

---

(1) Cette coalescence ou soudure latérale des sacs polliniques est insuffisamment marquée sur la figure de la planche 9.

Ces plantes sont des *Gymnospermes* par leur *carpelle ou macrosporophylle étalée et sans stigmate.* Mais, par leur *graine* dépourvue d'*endosperme,* elles se rapprochent des *Angiospermes.* Si nous supposons que les bractées intercarpellaires se soudent et entourent complètement les ovules, on aura une fleur angiosperme assez semblable à celle des Magnoliacées.

Les Hémiangiospermes et la phylogénie des Angiospermes

Les Bennettitées présentant certaines analogies avec les Angiospermes, on en a fait des *Hémiangiospermes :* toutefois, elles en sont encore trop différentes pour qu'on puisse admettre que les Angiospermes en soient dérivées directement et l'on suppose qu'il y a eu des *Proangiospermes* intermédiaires entre les Bennettitées et les Angiospermes. Ce groupe des Proangiospermes est, toutefois, entièrement hypothétique.

La Phylogénie des Angiospermes apparaît dès lors ainsi :

Début du Secondaire : Cycadées → *Bennettitées (Hémiangiospermes)*

↓

Proangiospermes

↓

Début du Crétacé : → *Angiospermes*

Les genres Wielandiella et Williamsoniella

D'autres plantes fossiles ont des fleurs qui, plus encore que celles des Bennettitées, peut-être, rappellent celles des Magnolias ; ce sont les Wielandiella et les Wiellamsoniella (fig., pl. 10).

Le *Wielandiella angustifolia* a des organes floraux présentant au centre une sorte de cône sur lequel sont insérées des feuilles carpellaires ; tout autour, partant de la base du cône, se trouvent des feuilles staminales et des bractées. La disposition des bractées est spiralée autour de l'axe. Sur le réceptacle, sont des écailles, les unes fertiles, les autres stériles. Ces fleurs n'ont pas été trouvées aussi complètes, c'est Wieland qui les a reconstituées. Elles ressemblent à la fleur des Magnolias mais elles ont les carpelles étalées.

Les fleurs de *Williamsoniella* ont un cône carpellaire assez semblable, mais la fleur est nue, ne comportant qu'un verticille de feuilles staminales ; pas de périanthe ; de plus, les microsporophylles se simplifient, perdent une part de leurs caractères cycadéens et font bien passage à l'étamine des Angiospermes.

Chez ces genres, comme chez *Bennettites,* l'extrémité du tube micro-

pylaire vient s'ouvrir dans un orifice réservé entre les écailles stériles. Supposons encore une fois que, dans ces deux fleurs, chaque bractée, en se soudant à ses congénères, entoure complètement les ovules et forme autant d'ovaires clos, nous aurons des fleurs qui ressembleront fort à celle d'un Magnolia (fig., pl. 10).

A côté des Bennettitées, mais non au-dessus ou au-dessous phylogénétiquement, se placent les *Caytoniales,* plantes fossiles récemment découvertes.

L'étude de ces plantes est très importante car elle se rattache à la grande question de l'*origine des plantes à fleurs.*

Tandis que les plantes fossiles que nous avons étudiées jusqu'ici ne nous ont montré que des fleurs à ovules nus, nous allons trouver chez les *Caytoniales* des ovules complètement enfermés dans un ovaire clos.

Les Caytoniales

Ces végétaux ont été trouvés récemment (1925) par Hamshaw Thomas, en Angleterre, dans les argiles schisteuses de la baie de Cayton (médio-jurassique) et semblent faire reculer plus loin qu'on ne le pensait jusqu'ici la date d'apparition des Angiospermes. Ces plantes, bien particulières, ont des carpelles stigmatés formant des ovaires clos et des graines à téguments complexes. Les ovules sont orthotropes. Hamshaw les rattache aux *Sagenopteris* qui ont un appareil végétatif de Fougères et qui ressemblent beaucoup aux Caytoniales. Aussi appelle-t-il les *Caytoniales* des « *Fougères-Angiospermes* ».

Cf. pl. 10, *Schéma d'une coupe de fruit de Caytonia Sewardi,* montrant la position des graines et les cordons de cellules cutinisées conduisant à l'orifice stigmatique (supposé).

On trouve séparées les inflorescences femelles et les inflorescences mâles ; ces dernières étaient connues depuis longtemps sous le nom d'*Antholitus.* Les fleurs mâles ou microsporophylles ont des sacs polliniques à 4 loges, renfermant des grains de pollen ornés de deux ballonnets latéraux. Hamshaw Thomas a trouvé ces grains de pollen d'*Antholitus* sur l'orifice stigmatique des ovaires de Caytoniales ce qui a permis de conclure que la fleur d'*Antholitus* doit être la fleur mâle de Caytoniale. Les fleurs femelles sont formées d'un certain nombre de carpelles portés de chaque côté d'un axe. Ces carpelles entourent complètement les ovules et se terminent en une sorte de stigmate.

Il existait donc, *à l'époque médio-jurassique,* des plantes à carpelles stigmatés. Mais les caractères spéciaux de cet appareil reproducteur d'une part, et le rattachement aux Sagenopteris, d'autre part, en font un type aberrant, tout à fait particulier, qui ne peut entrer dans aucun groupe connu. On ne sait où ranger ces *Fougères-Angiospermes.*

A côté des *Bennettitées* et des *Caytoniales,* il faut placer encore les *Cycadocarpidium.*

Le genre Cycadocarpidium

Cette plante fossile, d'après Nathorst, était une *Gymnosperme du bas Mésozoïque,* dont la fleur était constituée par un cône portant des carpelles espacés comme chez les Caytoniales ; mais cette plante est probablement plus ancienne que les Caytoniales. Les carpelles sont des lames foliacées qui portent deux ovules nus, parfois trois ou quatre, à la partie inférieure. Cette feuille carpellaire est étalée : ce sont donc nettement des Gymnospermes ; mais, si cette lame foliaire se repliait et enveloppait complètement les ovules, nous aurions une structure ressemblant passablement à celle des Caytoniales.

Rapport de ces plantes avec les Magnoliacées

La forme des carpelles du Cycadocarpidium nous amène à faire un rapprochement avec une plante actuellement existante. Il s'agit du *Magnolia pterocarpa,* espèce actuelle de l'Himalaya, considérée comme une des Angiospermes les plus primitives, presque un fossile vivant. Dans cette plante, les feuilles supérieures sont séparées par de très courts entre-nœuds et leur taille décroît graduellement en allant vers les sépales et les pétales. Les carpelles ont des extrémités prolongées par des lames foliacées rappelant les feuilles carpellaires du *Cycadocarpidium* et sont disposés, comme dans cette plante, en spirale sur un cône allongé. Au-dessous des carpelles sont des étamines nombreuses constituées par un filet et deux sacs polliniques.

Cette espèce semble montrer que les théories mises en avant actuellement peuvent être acceptées comme des probabilités raisonnables.

Question de l'origine des plantes à fleurs

Les Angiospermes sont donc apparues plus tôt qu'on ne le croyait, peut-être à la base du Mésozoïque, tandis qu'on leur assigne encore généralement le Crétacé comme époque d'apparition.

Résumé des caractères des Bennettitinées

— Tige recouverte par les cicatrices des gaines foliaires.

— Au sommet : fleurs bi ou unisexuées.

— Les fleurs bisexuées de Bennettitinées présentent extérieurement des bractées velues; plus intérieurement, 18 à 20 grandes feuilles staminales ou microsporophylles atteignant jusqu'à 10 centimètres, pennées, chaque penne avec deux séries de sacs polliniques pluriloculaires.

— Le gynécée, entouré par ces feuilles staminales, se trouve sur une convexité de l'axe (*réceptacle*), il consiste en un nombre indéfini d'écail-

les stériles, interposées entre les écailles fertiles ou macrosporophylles.

— Il y a un ovule à l'extrémité de chaque écaille fertile.

— Cet ovule est unitegminé et dépourvu d'endosperme.

— La graine renferme un embryon à deux cotylédons.

— La classe des Bennettitales renferme une seule famille : celle des Bennettitacées.

Age et évolution des Bennettitinées

Les Bennettitales sont encore rares dans le Permien ; elles se multiplient rapidement à la fin du Trias et *atteignent leur apogée dans le Jurassique*. Elles diminuent à la fin du Jurassique supérieur (Wealdien) et dans le Crétacé inférieur. Dans le Crétacé moyen, dans le Crétacé supérieur et dans le Tertiaire, les restes de Cycadophytes deviennent excessivement rares, et il est généralement impossible de dire si l'on a affaire à des Bennettitées ou à des formes parentes des Cycadées actuelles (cf. pl. 38).

En résumé :

1° La présence de feuilles de Cycadophytes caractérise les terrains secondaires.

2° Leur abondance caractérise le Jurassique.

Parallèlement aux *Bennettitinées,* nous avons mentionné des plantes à types floraux faisant comme elles prévoir les Angiospermes, telles sont :

Wielandiella (carpelles étalés) ;

Williamsoniella (carpelles étalés) ;

Et aussi les *Caytoniales* à ovaire clos quoique plus anciennes, mais à frondes de Fougères ;

Les *Cycadocarpidium* à carpelles étalés et plus anciennes encore (base du Secondaire).

L'étude de ces types se rattache à la grande question de l'ancienneté et de l'origine des Angiospermes.

Affinités des Bennettitinées
La théorie cycadéoïdienne de l'origine des plantes à fleurs

Les Bennettitées se révèlent ainsi comme ayant eu de véritables fleurs constituées sur le même plan que celles des Angiospermes ; morphologiquement et même fonctionnellement hermaphrodites (au moins dans beaucoup de cas). Certains auteurs, dont Wieland, se sont demandés si cette constitution de l'appareil floral ne devait pas être interprétée comme une manifestation de l'évolution qui aurait donné naissance aux Angiospermes.

Les Bennettitées se révèlent bien comme un groupe de transition ; elles ont, en effet, des rapports avec les Cycadacées (Gymnospermes) ; avec les Fougères (Cryptogames vasculaires) et, enfin, avec les Angiospermes. C'est la théorie dite *cycadéoïdienne* de l'origine des Angiospermes.

Affinités avec les Cycadinées

Les Bennettitinées apparaissent comme un groupe symétrique des Cycadinées ; elles présentent, comme ces dernières, des appareils fructifères affectant la forme de cônes pour le sexe femelle. Il y a en même temps concordance parfaite pour tout ce qui touche, du moins comme caractères essentiels, à la morphologie externe et à l'anatomie de l'appareil végétatif, entre Bennettitinées et Cycadinées.

Affinités avec les Cryptogames vasculaires

Les Bennettitinées s'apparentent aux Fougères par la constitution de leur appareil mâle formé de frondes à peine modifiées portant des synangium pollinifères construits exactement comme les synangium sporifères des Marattiales.

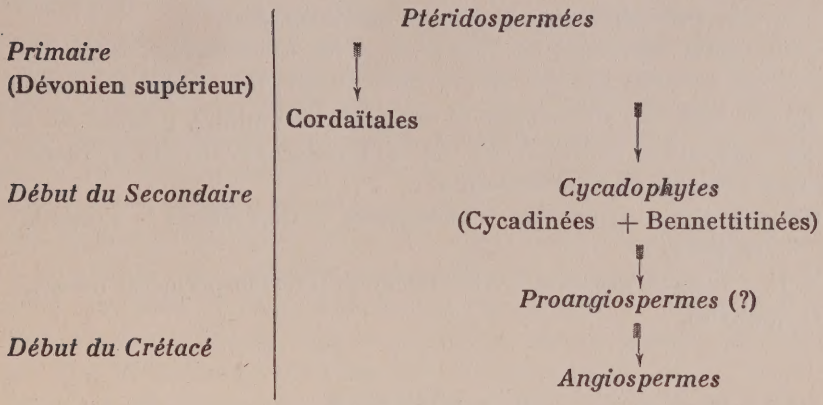
Affinités avec les Angiospermes

Le cône des Bennettitinées représente déjà le *prototype de la fleur des Angiospermes*. Les feuilles enveloppantes du cône (bractées velues) correspondent au périanthe; le groupement des microsporophylles, aux étamines nombreuses ; il ne manque que les ovaires, mais encore peut-on concevoir leur apparition : à côté de chaque macrosporophylle se trouve des feuilles stériles (bractées) qui auraient pu envelopper la macrosporophylle et se souder par les bords ; dans ce cas, on aurait au centre du cône un groupement de carpelles analogue à celui des Renonculacées ou des Magnoliacées. La disposition des pièces florales est spiralée comme chez ces dernières plantes.

Toutefois, les Bennettitinées présentent encore de trop grandes affinités avec les groupes inférieurs pour qu'on puisse les donner comme souche immédiate des Angiospermes ; ce ne sont que des *Hémiangiospermes* et on a dû faire entre eux et les Angiospermes un groupe tout hypothétique (pour le moment), celui des *Proangiospermes*.

Phylogénie des Angiospermes

(Hypothèse cycadéoïdienne, appelée ainsi du genre *Cycadeoidea*, syn. de *Bennettites*)



Les Ptéridospermées et Cordaïtales se trouvent dans les terrains primaires ; les Cycadinées et les Bennettitinées, surtout dans ceux du début du Secondaire. Mais il faut remonter jusqu'au début du Crétacé pour trouver les vraies Angiospermes.

Classe III : VECTRICES

Dans cette classe, les deux anthérozoïdes produits par la germination du grain de pollen ne possèdent pas de cils vibratils et sont conduits par le tube pollinique (vecteur) jusqu'aux oosphères.

Cette classe comprend les Conifères et les Cordaïtacées. Engler ne réunit pas ces deux groupes en une seule classe ; il en fait deux classes distinctes, celle des Coniférales et celle des Cordaïtales, placées sur le même rang que les autres classes de Gymnospermes. On sait qu'Engler a fait six classes de Gymnospermes :

Bennettitales — Cycadales — Ginkgoales — Coniférales — Cordaïtales — Gnétales.

N. B. — Engler place les Cycadofilicinées (Ptéridospermées) dans les Ptéridophytes.

A. — CONIFERES

I. — Partie générale

La majorité des Gymnospermes de nos pays appartiennent aux Conifères. On les désigne vulgairement sous le nom de « résineux » ou d' « arbres verts » car leurs feuilles sont persistantes.

Distribution géographique

Ce sont des arbres et des arbrisseaux poussant dans les régions tempérées des deux hémisphères, mais surtout de l'hémisphère boréale. Dans les régions plus chaudes, on ne les trouve plus que sur les montagnes. Ils sont rares dans les pays tropicaux, si on excepte les gigantesques Sequoia de Californie, qui mesurent jusqu'à 145 mètres de haut sur 38 mètres de tours.

Quelques espèces de Gymnospermes s'avancent tant en latitude qu'en altitude jusqu'aux extrêmes limites de la végétation arborescente. Dans le Nord de l'Europe, en Sibérie, au Canada, on trouve de grandes forêts de Pins, Sapins, Epicéas, Mélèzes, etc. (1).

Appareil reproducteur des Conifères
(Généralités pl. 11)

Les fleurs des Conifères n'ont *pas de périanthe ;* elles sont *diclines,* avec les fleurs mâles constituées seulement d'étamines et les fleurs fe-

(1) Cette grande forêt boréale atteint une largeur moyenne qu'on peut évaluer à 2.000 kilomètres.

melles, seulement de carpelles et chaque sexe se trouve sur une plante différente.

Nous décrirons comme type l'appareil reproducteur de *Pinus sylvestris*.

Fleurs mâles : chez le Pin, elles apparaissent au printemps. Certaines jeunes pousses sont dépourvues de feuilles vertes et portent sur leur pourtour un certain nombre de fleurs mâles, auxquelles leur forme a valu le nom de cônes mâles. Chaque fleur ou cône comporte un axe mince, court, sur lequel sont insérées régulièrement, suivant une ligne spirale, les écailles staminales. A la partie inférieure de chaque écaille staminale se trouvent deux sacs polliniques.

Les formes d'étamine des diverses Conifères sont très variables, mais il y a toujours des écailles staminales groupées le long d'un axe court ou à son sommet de façon à former une fleur mâle.

Dans la fleur mâle des *Cyprès* ou Thuja, chaque écaille staminale porte à sa partie inférieure plusieurs sacs polliniques.

Chez l'*If*, l'écaille staminale est en forme d'écusson à la face inférieure duquel pendent 5 sacs polliniques.

Grain de pollen (fig., pl. 11 et pl. 15) : les deux vésicules latérales pleines d'air provenant du décollement de l'exine et de l'intine et qu'on observe chez le grain de pollen de Pin, ne se retrouvent que dans le groupe des Abiétinées. Le grain de pollen comprend toujours plusieurs cellules :

Chez le Pin et le Sapin, il y a une grande cellule et trois cellules plus petites séparées entre elles par des cloisons cellulosiques.

Chez le Cyprès, le Juniperus, le Thuya, l'If, il y a deux cellules, une grande et une petite séparées par une cloison cellulosique.

Chez les Angiospermes, le pollen comprend seulement deux énergides sans cloison cellulosique (mais séparées seulement par une cloison protéique) : une grande avec gros noyau est la cellule végétative ; la petite, avec petit noyau, est la cellule reproductrice.

Fleurs femelles (fig. pl. 11). — Elles sont réunies en cônes ; chaque cône constitue une inflorescence femelle, tandis que le cône mâle n'était qu'une fleur. Les cônes manquent chez les Taxinées. Les inflorescences femelles apparaissent au printemps au sommet de certaines jeunes pousses de l'année ; elles constituent alors de petits organes rougeâtres dits cônes femelles.

On dit que le cône femelle est une inflorescence, parce que chaque écaille porte-ovule s'insère sur l'axe du cône *à l'aisselle d'une bractée-mère ;* chacune de ces écailles constitue donc à elle seule une fleur.

Sur l'axe du cône, les bractées-mères sont disposées en spirale ; on les appelle aussi *écailles tectrices*.

A l'aisselle de l'écaille tectrice s'insère sur l'axe une autre écaille qui

provient de la soudure bord à bord de deux carpelles : c'est *l'écaille séminale.*

Sur le dos de l'écaille séminale sont les ovules.

On observe un fait singulier : tandis que, dans l'écaille tectrice les faisceaux libéro-ligneux ont une orientation normale : bois à la partie supérieure et liber à la partie inférieure, comme dans les feuilles, dans *l'écaille* séminale la disposition est anormale : le bois est à la face inférieure et le liber à la face supérieure et les ovules sont placés du côté du liber (encore une anomalie).

Cette anomalie a été interprétée dès 1869 par Van Tieghem.

Explication de Van Tieghem (fig., pl. 11) : Il suppose que le carpelle est inséré, non pas directement sur l'axe du cône, mais sur un *axe secondaire ou rameau rudimentaire* développé à l'aisselle de la bractée-mère. Cet axe secondaire possède une structure axile, comme les tiges et les rameaux. L'écaille séminale, comme la feuille, doit avoir son bois tourné vers l'axe du rameau mère. L'existence de cet *axe hypothétique* explique donc bien cette *anomalie* qui, en somme, ne serait qu'*apparente.*

Les ovules sont placés sur le dos du carpelle, autrement dit sur leur face externe, parce qu'ils n'ont pas la place de se développer sur la face interne.

Les ovules des Conifères sont orthotropes, unitegminés. Le tégument s'allonge autour du micropyle ; en dessous, il y a une dépression du nucelle. L'ensemble forme une chambre pollinique assez vaste.

Chez toutes les autres Conifères, comme chez le Pin, les carpelles sont toujours des écailles portant les ovules plus ou moins découverts et nombreux ; il n'y a jamais d'ovaire clos, ni de style, ni de stigmate.

Chez certaines Conifères (Abiétinées), la bractée-mère est complètement séparée de l'écaille séminale ; chez d'autres, au contraire, il y a soudure, si bien qu'il semble n'exister qu'une seule écaille : tel est le cas des Cupressinées. Mais il y a des intermédiaires entre ces deux cas extrêmes.

Ce caractère de *l'indépendance ou de la soudure des deux sortes de bractées* présente une grande importance et sert à diviser les Conifères en groupes. Elle est de même ordre que la distinction chez les Stigmatés entre l'ovaire supère et l'ovaire infère.

Nous considèrerons donc les quatre cas suivants :

1. — Le carpelle et la bractée-mère sont *indépendants ;*
2. — Le carpelle et la bractée-mère sont *partiellement soudés ;*
3. — Le carpelle et la bractée-mère sont *complètement soudés ;*
4. — Enfin, *l'écaille résultant de la soudure peut se réduire à zéro.* Le carpelle devient alors virtuel et il subsiste à peu près exclusivement les ovules.

Nous allons revenir avec quelque détail sur ces quatre cas.

Rapports de l'écaille séminale et de l'écaille tectrice dans la série des Conifères

I. — *Indépendance complète de la bractée-mère et de l'écaille séminale.* — C'est le cas des *Abiétinées :* Pin, Sapin, Mélèze, Epicéa, Cèdre. Dans le genre *Abies* (fig., pl. 12), les bractées-mères ou écailles tectrices sont bien développées et visibles dans le cône adulte ; elles débordent l'écaille séminale.

Dans le genre *Picea* (pl. 12), les cônes sont pendants, les écailles sont imbriquées et légèrement échancrées à l'extrémité mais les écailles tectrices ne sont pas visibles.

Dans le genre *Larix,* les cônes sont petits et les écailles tectrices sont bien visibles.

II. — *Soudure partielle de la bractée-mère et de l'écaille séminale.* — On l'observe chez les *Taxodiées.* Par exemple, chez le *Cryptomeria japonica* (fig., pl. 12). L'arbre porte de petits cônes. Sur l'axe du cône naît d'abord la bractée-mère, elle sera soudée avec l'écaille séminale à peu près sur la moitié de sa longueur. Une coupe longitudinale d'un rameau femelle montre l'indépendance du système vasculaire du carpelle et de celui de la bractée-mère dans l'écaille totale résultant de la concrescence. L'orientation des faisceaux est inverse dans les deux écailles, comme chez le Pin.

Dans le cône de *Sequoia* (fig., pl. 12), il semble qu'il n'y ait qu'une écaille, mais un sillon révèle extérieurement la soudure. La coupe longitudinale de cette écaille montre deux faisceaux libéro-ligneux à orientation inverse. Les ovules, d'abord dressés, basculent plus tard sous le fait de l'allongement du carpelle.

III. — *Soudure complète de la bractée-mère et de l'écaille séminale.* — Il semble alors qu'il n'y ait plus qu'une seule écaille. C'est ce qu'on observe chez les Araucariées du genre *Agathis* (fig., pl. 13). Mais les deux faisceaux à orientation inverse révèlent bien que l'on a affaire à deux écailles qui se sont soudées complètement.

Dans ce dernier cas rentrent aussi les Cupressinées. Le cône jeune ne montre qu'une seule sorte d'écaille, mais il subsiste deux systèmes conducteurs, un faisceau normal et un anormal, ce qui prouve que la coalescence n'affecte en somme que les parenchymes. Il faut noter à ce propos que beaucoup d'auteurs font rentrer les Araucariées parmi les Cupressinées, parce que dans les deux cas il y a soudure complète des deux écailles.

Quand on examine le cône par en haut, on voit que les écailles d'un verticille sont en croix avec celles du verticille inférieur et du verticille supérieur. Dans le cône mûr, les écailles sont étroitement appliquées les unes contre les autres.

Chez le Thuja, les écailles du cône mûr s'allongent et les extrémités se recourbent en cornes (fig., pl. 13).

IV. — *L'écaille séminale se réduit beaucoup.* — C'est le cas du Taxus, la fleur femelle est solitaire (donc pas de cônes) et, de plus, la carpelle est extrêmement réduit, de sorte que la fleur femelle paraît constituée seulement par l'ovule (fig., pl. 14).

On trouve un cas intermédiaire, représenté par le *Podocarpus macrophylla* (*Taxinées*) (fig., pl. 14). Une coupe longitudinale du rameau femelle montre que le carpelle est uni seulement à la base avec la bractée-mère *bm* et il enveloppe l'ovule (concrescence) qui est réfléchi vers le bas.

On observe une structure à peu près analogue chez *Podocarpus dacrydioides* (fig., pl. 14).

Chez le *Taxus* (If), le carpelle est réduit à l'extrémité des nervures qui se rendent dans l'ovule. La fleur est sur un petit rameau latéral qui s'est redressé, si bien qu'on pourrait croire que la fleur est à l'extrémité de l'axe (fig., pl. 14).

Etude de l'ovule adulte de Pin

(Fig., pl. 15)

Un ovule de Pin n'arrive à l'état adulte qu'un an après que le pollen a été déposé dans la chambre pollinique : maturation et fécondation très longues comme chez toutes les Gymnospermes en général.

Dans le prothalle femelle, certaines cellules deviennent plus grandes que les autres, ce sont les cellules-mères des archégones. Le noyau se divise d'abord en deux, puis suivant les modalités indiquées par les figures IV, V, VI, pour aboutir finalement à l'archégone (fig. VII et VIII) qui renferme l'oosphère.

Examinons une section longitudinale faite dans le nucelle au moment où la fécondation va s'opérer (pl. 15, fig. VII). Le nucelle a été digéré en grande partie par l'endosperme. C'est à la portion supérieure de l'endosperme que sont les archégones ou corpuscules. Le grain de pollen arrive et émet un boyau pollinique grâce auquel les anthérozoïdes sont portés jusqu'à l'oosphère.

Chez le Pin maritime (pl. 15, fig. VIII), l'endosperme se creuse en entonnoirs au niveau des corpuscules.

Chez le Juniperus, les corpuscules sont très rapprochés, aussi un même tube pollinique peut-il féconder deux corpuscules (fig., pl. 15).

Germination d'un grain de pollen de Pin
(Cf. fig., pl. 15)

Les deux cellules accessoires (*c. s.*) avortent ; le noyau de la grosse cellule, dite « cellule végétative » (*c. v.*), émigre à l'extrémité du tube pollinique. La plus petite des cellules ou cellule fertile va se diviser en deux. Une des deux cellules reste complètement stérile et vient se placer près du noyau de la cellule végétative au bout du tube. L'autre se divise en deux cellules qui seront les deux gamètes mâles.

Au stade ultime, le noyau qui provient de la première bipartition de la cellule fertile et le noyau végétatif seront résorbés et les deux gamètes viendront se placer à l'extrémité du boyau pollinique.

Pollinisation et formation de l'œuf chez le Pin
(Fig., pl. 16)

Le pollen libre est emporté par le vent et peut arriver dans la chambre pollinique et sur le nucelle qui est alors découvert. Il y germe immédiatement ; le tube pollinique s'enfonce dans le nucelle, mais cesse bientôt de s'accroître et reste à l'état de repos sous cette forme de germination incomplète car les oosphères ne sont pas développées encore. C'est seulement au mois de mai de l'année suivante que corpuscules et oosphères sont arrivés à leur formation complète. Le tube pollinique continue alors son développement ; les anthérozoïdes se forment et se placent à l'extrémité du tube, qui est parvenu dans le col du corpuscule. La membrane du sommet du tube se résorbe et un des anthérozoïdes pénètre dans l'oosphère ; il y a fusion protoplasme à protoplasme et noyau à noyau. Ici les anthérozoïdes ne possèdent pas de cils vibratils comme cela a lieu chez les Natrices.

Chez les autres Conifères, les phénomènes essentiels sont les mêmes mais le fruit se développe plus vite.

Chez *Thuja* et *Cupressus,* la fécondation a lieu peu après l'arrivée du pollen et les graines sont mûres l'année même où l'ovule a pris naissance.

Développement de l'œuf
(Fig., pl. 16)

Partons d'un corpuscule. L'œuf se divise en deux cellules qui se portent à la partie inférieure du corpuscule. Chacune de ces cellules se divise en deux et donne 4 cellules qui se séparent par des cloisons cellulosiques. On a donc un étage de 4 cellules.

Chacune de ces quatre cellules va subir deux bipartitions successives et il se forme quatre étages de quatre cellules. Les quatre cellules de

l'avant-dernier étage s'allongent pour donner 4 suspenseurs. Les 4 cellules du dernier étage se cloisonnent et donnent naissance à 4 embryons. En réalité, un seul embryon se développe en digérant les autres et une partie notable de l'endosperme.

Chez les autres Conifères, le développement de l'œuf se fait essentiellement comme chez le Pin, seulemnt le nombre des embryons peut varier : chez l'Epicea, Thuja, Cyprès, il n'y a qu'un seul embryon par corpuscule.

Fruit et graine chez les Conifères

(Fig., pl. 16)

Après la fécondation, les ovules deviennent les graines et les écailles séminales deviennent le péricarpe.

Quand il y a formation d'un cône, les graines se trouvent en réalité enfermées dans des logettes ± closes, car les écailles se sont épaissies et se touchent. Ces graines peuvent être alors protégées aussi efficacement que les graines d'Angiospermes dans leur ovaire clos. L'inconvénient qui résulte de la gymnospermie est, dans ce cas, corrigé et supprimé, du moins à l'état adulte du cône.

A maturité, les écailles péricarpes se dessèchent, s'entr'ouvrent et, en se disjoignant, laissent échapper les graines (Pins). Chez le Sapin, le Cèdre, les écailles se détachent et tombent en entraînant les graines. Le cône s'émiette mais l'axe subsiste un certain temps chez le Sapin. Chez le Genévrier, au contraire, le cône bacciforme est indéhiscent et se détache tout entier ; c'est alors par destruction de la pulpe charnue que les graines sont mises en liberté.

Quand il n'y a pas formation de cône, les graines demeurent exposées aux intempéries pendant toute la durée de leur développement et c'est alors seulement que la plante est tout à fait gymnosperme. Aussi les genres qui se trouvent dans ce cas d'infériorité dans la lutte pour l'existence sont-ils en voie de disparition (comme le Ginkgo).

Chez l'If, il est pourtant remédié dans une certaine mesure à cet inconvénient par un dispositif spécial, *l'arille* qui est d'abord un simple bourrelet mais prend de plus en plus d'extension jusqu'à envelopper presque complètement la graine (fig., pl. 16).

Ordinairement ligneux, le tégument de la graine est quelquefois muni d'une ou deux ailes latérales provenant soit du développement d'ailes existant déjà sur l'ovule (ex. *Callitris*) (fig., pl. 16), soit d'une lame de tissu appartenant à la face dorsale du carpelle et qui se détache en même temps que la graine. Ce détachement résulte de la formation d'une lame de liège dans le parenchyme du carpelle. C'est ce qu'on observe chez les Pin, Sapin, Epicéa (fig., pl. 16).

L'embryon et le nombre des cotylédons

L'embryon est droit et entouré d'endosperme. Chez certains genres, il y a deux cotylédons (Cyprès, If, Sequoia) et alors *ce nombre est constant.* D'autres genres en ont 3 ou 4 et même 6, 9 ou 15 ; *le nombre de cotylédons est alors inconstant* pour les diverses graines d'une même espèce. C'est ce qu'on observe chez le Pin, le Sapin, l'Epicéa, le Mélèze.

L'explication de cette diversité du nombre des cotylédons est difficile, mais elle semble se réduire à deux alternatives :

1° *Ou la polycotylédonie est dérivée de la division de deux cotylédons ancestraux ;*

2° *Ou la polycotylédonie est résultée de la fusion de cotylédons plus nombreux encore.*

En d'autres termes, la question se pose de savoir si la polycotylédonie est dérivée ou primitive.

Arguments en faveur de la dicotylédonie primitive

Cette théorie est appuyée sur le fait que chez les genres à *deux cotylédons, ce nombre est constant* (Taxinées, Cupressinées) : c'est donc un *caractère essentiel.* De plus, ce nombre constant de deux cotylédons est *en relation* avec une *structure diarche* de la racine (2 pôles ligneux).

Chez les Abiétinées, où le nombre de cotylédons est plus ou moins élevé, ce *nombre est inconstant et sans relation avec le nombre de pôles ligneux* de la racine.

Chez le Pin maritime, par exemple, Chauveaud trouve 6 cotylédons pour une racine tétrarche, ou 5 pour une racine pentarche, etc., les cotylédons étant généralement plus nombreux que les pôles ligneux.

La polycotylédonie dériverait donc de la dicotylédonie : il y aurait eu *division de deux cotylédons primitifs* en un nombre plus grand et variable suivant les espèces et même suivant les individus d'une même espèce.

Il y a aussi des arguments en faveur de la polycotylédonie primitive. En somme, la question n'est pas résolue.

Appareil végétatif des Conifères

Racine. — La racine principale est pivotante et il y a beaucoup de racines latérales contribuant à donner à l'arbre de la stabilité. Chez certains genres, le pivot est parfois très court et les arbres sont assez mal assujettis : Epicea, Pin d'Autriche. Mais ces arbres ont l'avantage de pouvoir être transplantés facilement.

Mycorhizes. — Comme chez les arbres feuillus, les racines des Pinacées contractent des associations avec des champignons filamenteux, associations que l'on désigne sous le nom de *mycorhizes.* Le manteau formé par ces filaments ou *hyphes* enveloppe les portions jeunes des

racines. Celles-ci sont déformées suivant divers types : leur ramification devient dichotomique chez le Pin sylvestre, tandis qu'elle sera monopodiale chez les Sapin, Epicéa et Mélèze. Le manteau mycélien apparaît souvent visible à l'œil nu, formant une enveloppe blanche ; ces mycorhizes sont dites *ectotrophes* parce que le revêtement est avant tout superficiel, certains hyphes seulement pénètrent dans les couches les plus externes de la racine et s'accroissent dans les méats.

On leur oppose les mycorhizes *endotrophes* chez lesquelles le mycélium pénètre directement dans les cellules et y produit des suçoirs bien caractérisés. On a pensé que le mycelium de la mycorhize, qui est au contact de l'humus, pouvait apporter un appoint à la nutrition de la plante hôte, toutefois, on est encore mal renseigné sur le procédé d'échanges s'établissant entre les deux symbiotes. Dans certains cas, notamment pour le *Podocarpus* (Taxacées), des observations précises semblent établir que le champignon est capable de fixer l'azote libre de l'air, ce qui est certainement très utile pour des plantes végétant sur des terrains pauvres en azote. Le *Podocarpus* présente sur ses racines des nodosités qu'habite un mycelium. Nobbe et Hiltner ont montré que le *Podocarpus* peut se développer très bien sur du sable quartzeux, totalement dépourvu de combinaisons azotées ; l'azote de la plante, nécessairement, ne peut résulter dans ce cas, que d'une assimilation de l'azote atmosphérique à l'aide du champignon.

Tige. — Le tronc a une grande tendance à croître en hauteur ; il est droit et élancé et atteint 30, 50, 100 et même 140 mètres (cas du *Sequoia gigantea*).

Ramification. — Elle est toujours axillaire et très abondante, suppléant ainsi, dans une certaine mesure, au développement très réduit des feuilles. C'est même à cette ramification que ces plantes doivent leur port spécial et leur singulière beauté, car les feuilles n'interviennent guère que comme simple revêtement des rameaux.

Port des Conifères. — Il faut signaler ici les aspects particuliers du port de quelques-uns de nos Conifères les plus familiers, port qui permet de les reconnaître déjà à distance :

L'Epicéa (*Picéa excelsa*) : rameaux de premier ordre ± horizontaux, verticillés en apparence, graduellement décroissants de la base au sommet ; rameaux de deuxième ordre pendants.

Le Sapin (*Abies pectinata*) : les rameaux les plus anciens meurent ; les plus récents forment un cône de faux verticilles au sommet du tronc. On ne retrouve pas ici l'aspect un peu pleureur de l'Epicéa.

Le Pin parasol (*Pinus pinea*) : les rameaux les plus anciens meurent aussi mais plus rapidement et les plus récents forment au sommet du tronc un large parasol.

Le Pin Laricio (*Pinus Laricio*) : les rameaux affectent dans leur ensemble une forme ovoïde.

Le Cèdre (*Cedrus Libani*) : présente un axe tortueux avec les rameaux latéraux de tous ordres disposés en assises horizontales successives.

Le Mélèze (*Larix europea*) : aspect presque pleureur.

Ces végétaux ont un grand rôle décoratif dû à leur forme générale et à leur feuillage toujours vert (sauf le Mélèze pour les Conifères indigènes). Leur couleur sombre peut produire un beau contraste avec le vert plus clair des arbres « feuillus ».

Pousses longues et pousses courtes

(Fig., pl. 17)

Les rameaux peuvent être d'une seule sorte ou de deux sortes :

I. — *Rameaux d'une seule sorte : ils sont alors longs et persistants :* Epicea, Sapin, Cyprès, If.

II. — *Rameaux de deux sortes :*

a) Pousses longues ;

b) Pousses courtes à feuilles rapprochées en rosettes et dépourvues de bourgeons axillaires. Ces rameaux courts sont caducs.

On observe ces deux sortes de rameaux chez le Pin, le Mélèze, le Cèdre, etc.

III. — *Cas du Taxodium distichum :* Ici, les rameaux caducs sont allongés ; ils portent deux rangées de feuilles, et comme ils tombent chaque année à l'automne, on pourrait les prendre pour autant de feuilles composées pennées (cf. fig.).

Feuilles

(Pl. 17 et 18)

Elles sont généralement de petite taille, sauf chez Podocarpus et chez Dammara ou Agathis (fig., pl. 17). La forme des feuilles amène à considérer deux catégories de Conifères : ceux qui ont leurs feuilles toutes semblables et ceux qui possèdent deux sortes de feuilles.

a) *Genres à feuilles toutes semblables :* Ces feuilles sont petites et vertes. C'est ce qu'on observe chez le Sapin, l'Epicéa, le Mélèze, le Cèdre, le Cyprès chauve, le Cyprès, l'If.

b) *Genres à feuilles de deux sortes :* Dans ce cas, il y a généralement deux sortes de rameaux. Sur les rameaux longs, il y a seulement de petites écailles dépourvues de chlorophylle, mais ces rameaux sont munis de bourgeons ; tandis que les feuilles vertes assimilatrices sont localisées sur les rameaux courts, dépourvus de bourgeons axillaires, car ils avortent après avoir produit les feuilles. C'est ce qu'on observe chez le Pin, le Sciadopitys, le Phyllocladus. Ainsi, chez le Pin, on trouve des feuilles écailleuses sans chlorophylle sur la tige et les rameaux allongés;

les autres feuilles, vertes et très développées, sont portées par les rameaux courts et associés par 2, 3 ou 5 suivant les espèces. D'où la division des Pins : Pins à 2 feuilles ; Pins à 3 feuilles ; Pins à 5 feuilles.

Chez le *Pinus sylvestris,* il y a des écailles sur les rameaux longs. A l'extrémité des rameaux courts, on voit 2 feuilles en aiguilles demi-cylindriques assemblées ; elles se regardent par leur face plane.

Disposition des feuilles sur les rameaux

(Pl. 17 et 18)

Elle est le plus souvent *spiralée.* C'est ce qu'on observe chez le Pin, Sapin, Epicéa, Sequoia, Araucaria, If, comme l'indiquent les figures.

Chez l'*Abies pectinata,* la disposition est *spiralée,* mais un aplatissement a ramené les feuilles toutes dans un même plan ; aussi observe-t-on une torsion du pétiole foliaire (fig. pl. 17).

On constate aussi chez quelques Conifères la *disposition verticillée.* Si les feuilles sont verticillées par deux, on dit qu'elles sont *opposées* (Cyprès, Thuja) (pl. 18). Dans ce cas, il faut distinguer deux types :

Le type cupressoïde, où un verticille de 2 feuilles opposées alterne avec un verticille semblable de 2 feuilles opposées.

Le type thujoïde, où un verticille de 2 feuilles pliées alterne avec un verticille de 2 feuilles étalées (fig., pl. 18).

On trouve un *verticille* de 3 ou 5 feuilles chez les Genévriers (Juniperus) (pl. 18). Ces feuilles sont en forme d'aiguilles (*type junipéroïde*). Mais certains genévriers ont des feuilles écailleuses du type cupressoïde.

Concrescence

Les feuilles peuvent se souder entre elles ou bien, avec le rameau qui les porte.

I. — *Feuilles soudées avec le rameau.* — La concrescence peut être plus ou moins grande et, alors, seule l'extrémité de la feuille est libre. Exemples : chez le Sequoia, le Cyprès, le Thuja, le *Chamaecyparissias* (cf. fig., pl. 18).

Sur la jeune tige issue de la germination, cette concrescence n'a pas lieu et les jeunes feuilles sont écartées ; il n'est pas rare, d'ailleurs, de voir les feuilles du type de la première jeunesse reparaître ça et là sur certains rameaux de la plante adulte dont les feuilles vertes sont alors *dimorphes.* C'est ce qu'on observe chez le *Thuja occidentalis* et chez le *Chamaecyparissias* (cf. fig., pl. 18).

II. — *Feuilles soudées entre elles.* — Ainsi chez le Sciadopitys (fig., pl. 18) (Taxodiées), 2 feuilles à l'extrémité d'un rameau court se sou-

dent entre elles bord à bord. On croirait avoir à faire à une feuille unique, mais l'étude anatomique révèle qu'il y a eu soudure de 2 feuilles.

Parfois la soudure bord à bord est incomplète et laisse libre l'extrême pointe de la feuille (fig., pl. 18).

Ailleurs, la *concrescence* peut avoir lieu, non seulement *entre les feuilles*, mais *de plus avec le rameau.*

C'est ce qu'on observe dans le genre *Phyllocladus* (Taxinées) (fig., pl. 18 et pl. 26). Plusieurs feuilles se sont soudées entre elles et avec le rameau pour former un cladode.

Bertrand dit : « Le cladode de Phyllocladus n'est pas, en général, un rameau unique, aplati en forme d'expansion foliacée, *c'est tout un système de rameaux tertiaires et secondaires soudés entre eux et au rameau primaire* sur lequel ils sont nés ». La nervation le montre d'ailleurs suffisamment.

Il y a, par suite, des *cladodes d'importance très diverses*, suivant qu'ils proviennent d'un seul rameau ou de l'association d'un nombre plus ou moins grand de rameaux.

Durée des feuilles de Conifères

Elles sont presque toujours persistantes, c'est-à-dire qu'elles vivent plusieurs années, parce que leur base d'insertion est capable de suivre pendant plusieurs années la croissance périphérique du rameau.

Aussi les Conifères sont-ils désignés sous le nom d'*arbres verts.* Cependant quelques espèces perdent leurs feuilles chaque automne : Mélèze, Cyprès chauve.

Structure anatomique de l'appareil végétatif

(Fig., pl. 19)

Tige

Structure primaire. — Le cylindre central comprend un anneau libéro-ligneux formé de faisceaux collatéraux. Le bois est constitué de vaisseaux imparfaits ; les plus anciens sont annelés et spiralés, les plus récents sont réticulés et scalariformes.

Structure secondaire. — Le bois secondaire est produit par le jeu d'une zone génératrice normale. Il est formé de vaisseaux imparfaits, courts, communiquant par des ponctuations aréolées, appelés *trachéides*, intermédiaires entre les vaisseaux et les fibres, donc assez mal différenciés. Les rayons médullaires sont unisériés (une seule épaisseur de cellules). Il y a exception chez le *Juniperus thurifera.* Dans tous les cas, ces rayons médullaires ne sont jamais bien hauts.

Si on fait une coupe dans une tige âgée, on observe des couches con-

centriques correspondant aux couches d'accroissement annuel. Dans chaque couche, on distingue : vers l'intérieur, un bois moins serré, c'est le bois de printemps, et à l'extérieur, un bois plus compact, c'est le bois d'automne.

Il faut distinguer les bois à croissance rapide et les bois à croissance lente, car la rapidité de la croissance a une grande influence sur les qualités du bois.

Plus la croissance est rapide, plus les anneaux sont larges ; plus elle est lente, plus les anneaux sont étroits. Or la variation de largeur d'une zone annuelle porte exclusivement sur le bois de printemps, d'où il résulte que plus les anneaux sont étroits, plus le bois est compact dans son ensemble ; plus l'anneau est large, plus l'ensemble du bois perd de compacité.

Chez les arbres feuillus, c'est l'inverse : la modification affecte le bois d'automne.

Particularités du bois secondaire chez certaines Conifères

Chez Taxus, Torreya et Cephalotaxus (*Taxinées*) les trachéides ponctuées présentent une striation en spirale de leur paroi.

Beauvisage a étudié le bois des sarcophages égyptiens : il y vit des trachéides à striation spiralée, il s'agissait donc du bois d'If. Or, cet arbre ne croissant pas en Egypte, il fallait en conclure que les anciens Egyptiens importaient du bois d'Asie-Mineure. Ces observations ont apporté des clartés sur les relations commerciales des peuples de l'Antiquité ; c'est un exemple d'expertise des bois appliquée, dans ce cas, à des études historiques.

Chez *Araucaria, Agathis* ou *Dammara,* on trouve sur les parois radiales des vaisseaux de bois secondaires ou trachéides, 2 ou 3 séries de ponctuations aréolées, au lieu d'une seule comme chez la plupart des Conifères (fig., pl. 22).

Les rayons médullaires sont le plus généralement unisériés sauf chez le *Cupressus thurifera.*

Ces rayons médullaires présentent dans leur structure une assez grande diversité suivant les espèces : on en tire des caractères pour la diagnose. Ainsi chez le Pin, les cellules de parenchyme des bords des rayons médullaires présentent sur leur membrane des épaississements déchiquetés (fig., pl. 19). Ceci n'existe pas chez le Sapin et permet de différencier le bois de Pin du bois de Sapin.

Liber. — Il présente des tubes criblés imparfaits, c'est-à-dire imperforés.

Les éléments excréteurs : canaux et cellules résinifères

Il existe dans le corps végétatif de ces plantes des *canaux* ou *des cellules excrétrices dans le bois* et des *poches excrétrices dans l'écorce.* Ces éléments produisent de la résine. Le bois peut renfermer ou non des éléments sécréteurs de résine, ou bien sous forme de cellules isolées, ou bien sous forme de cellules en cercles limitant un méat qui devient cavité, ces éléments superposés constituent un canal excréteur. Les cellules de bordure de la cavité sécrètent la résine qui se déverse dans la cavité (fig., pl. 19).

Chez le Cyprès, l'If, le Genévrier, il y a seulement des *cellules résinifères dans le bois* (fig., pl. 19). Chez les Pin, Epicéa, Mélèze, on trouve de véritables canaux résinifères (fig., pl. 19). Chez le Sapin, il n'y a pas de canaux résinifères dans le bois, mais des poches à résine dans l'écorce seulement. De plus, l'écorce est riche en tanin.

Feuilles

(Pl. 19)

Elles possèdent extérieurement un épiderme très cutinisé avec stomates profonds (adaptation xérophile). Au-dessous est un hypoderme sclérifié qui donne de la rigidité et une forme déterminée à la feuille. Puis vient le parenchyme chlorophyllien qui, chez le Pin, présente cette particularité que la membrane envoie des replis nombreux à l'intérieur de la cellule.

Dans le plus grand nombre d'espèces, on ne trouve qu'un seul faisceau libéro-ligneux, non ramifié, courant de la base au sommet (Epicéa, Genévrier). Chez le Pin, le Sapin, il y a un double faisceau (fig., pl. 19). Chez Araucaria, Dammara, Podocarpus, les faisceaux sont ramifiés d'une manière plus ou moins riche en nombreuses nervures secondaires.

La structure des faisceaux est essentiellement la même que dans la tige et leur orientation est normale.

Particularités, péridesme ou tissu de transfusion

Les faisceaux ou le faisceau ne sont pas au contact immédiat de l'endoderme périphérique (fig., pl. 19), il se trouve interposé un tissu parenchymateux, qui topographiquement correspondrait à un péricycle ayant plus d'une seule assise ; on l'a appelé *péridesme ou tissu de transfusion,* parce qu'il servirait à la diffusion de la sève montante dans le parenchyme vert. Un semblable tissu existe aussi dans les méristèles foliaires des Cycas.

Chez les Abiétinées, Cupressinées, Taxodiées, ce tissu de transfusion est formé de cellules isodiamétriques dont les parois possèdent des ponctuations aréolées (fig., pl. 19).

Chez les Taxinées, les Podocarpées, le tissu de transfusion est formé de cellules à parois striées transversalement (fig., pl. 19).

Hypothèse de Wordsell

Les éléments du tissu de transfusion seraient en partie dérivés d'un bois primaire centripète ancestral, les faisceaux ayant été primitivement mésarches, comme ceux décrits chez beaucoup de Cycadophytes ou Ptéridospermées. Cette hypothèse permet de rattacher la structure de ces Conifères à celle des Cycadophytes ou Ptéridospermées.

II. — Etude systématique des conifères (pl. 20)

Les grandes divisions

On les a souvent divisées en 3 familles :

Pinacées,
Cupressacées,
Taxacées.

Cependant, certains auteurs n'admettent que 2 familles :

Pinacées (dont les Cupressacées constituent une sous-famille),
Taxacées.

Nous adopterons ici cette manière de voir.

I. — Pinacées
(Pl. 20-24)

Plusieurs écailles séminales sont réunies dans un même cône femelle; ce cône est plus ou moins allongé. Il n'y a pas d'arille. Ces plantes sont généralement monoïques.

II. — Taxacées
(Pl. 25-26)

Les fleurs femelles sont isolées ou réunies en très petit nombre : il n'y a donc pas de cône femelle. Le fruit est généralement protégé par une *arille,* enveloppe parenchymateuse particulière. Elle débute par une prolifération de la partie inférieure du tégument au niveau du funicule donnant d'abord un bourrelet qui s'accroît pour former une cupule charnue, l'arille.

Les Taxacées sont le plus souvent dioïques.

PINACÉES

Cette famille est divisée en 4 sous-familles (fig., pl. 20) :

I. — Abiétées. — Les feuilles ont une disposition spiralée. Les carpelles sont indépendants de la bractée-mère. Ils sont disposés en un cône qui est ainsi formé de deux sortes d'écailles : écailles tectrices et écailles séminales. Les ovules sont renversés : le micropyle est tourné vers l'axe. Principaux genres : *Abies, Pinus, Picea, Larix, Cedrus,* etc.

II. — Araucariées. — Les feuilles ont une disposition spiralée. L'étamine est formée d'une partie centrale, l'écusson, portant plusieurs sacs polliniques allongés et pendants à la partie inférieure de l'écusson. La bractée-mère et l'écaille séminale sont confondues. Il y a un seul ovule par écaille fructifère ; il est aussi en position inversée et placé du côté du liber. Principaux genres : *Araucaria, Agathis* (ou *Dammara*).

III. — Taxodiées. — Les feuilles ont une disposition spiralée. La bractée-mère et l'écaille séminale ne sont que partiellement soudées. Les ovules sont tantôt inversés, tantôt dressés suivant les genres. Chaque écaille séminale porte plusieurs ovules placés du côté du liber. Principaux genres : *Taxodium* (ovules dressés), *Sciadopitys* (ovules inversés ou droits), *Cunninghamia* (ovules inversés), *Cryptomeria* (ovules droits), *Sequoia* (ovules d'abord dressés puis renversés du fait de l'accroissement du carpelle). A ce point de vue, les *Sequoia* et les *Taxodium* surtout font transition avec le groupe suivant des Cupressées dont les ovules sont toujours dressés. Ce fait explique que certains auteurs (Lotsy) rangent les *Sequoia* dans les Cupressées.

IV. — Cupressées. — Les feuilles sont opposées ou verticillées mais jamais spiralées. Cette disposition se retrouve dans le cône femelle. Les bractées-mères sont verticillées, concrescentes de bonne heure avec les carpelles. Les carpelles étant soudés avec les bractées; les ovules semblent se trouver directement dans l'aisselle de celles-ci. Ici, la protection des ovules est très nette ; ces plantes sont *nudovulées* mais non, à vrai dire, *gymnospermées*. Les ovules sont en assez grand nombre sur chaque carpelle ; ils sont *toujours droits* et placés du côté du liber. Les bractées sont disposées en cônes globuleux.

Principaux genres : *Cupressus, Callitris, Thuja, Juniperus.*

TAXACÉES

Dans ce groupe, on ne trouve pas de cône. Le carpelle est toujours libre de toute adhérence avec la bractée. La fleur femelle est formée d'un seul carpelle très peu développé. Ce carpelle est encore visible chez *Podocarpus,* mais réduit à rien chez l'If : c'est un carpelle virtuel, représenté par l'extrémité des faisceaux se rendant au funicule. Ici l'ovule semble former toute la fleur. L'ovule n'est pas placé à l'extrémité de l'axe principal, mais à l'extrémité d'une ramification de l'axe principal ; il est donc faussement terminal. Il n'y a pas de cône et la graine est entourée d'une arille. C'est la gymnospermie vraie (comme chez les Ginkgoïnées), condition bien défavorable, aussi les Ifs sont-ils en voie de disparition à l'état spontané, comme le Ginkgo.

Principaux genres : *Podocarpus, Dacrydium, Phyllocladus, Torreya, Cephalotaxus, Taxus.*

a) PINACÉES
(pl. 20-24)

Feuilles alternes ou spiralées	1° *Abiétées.*
	2° *Araucariées.*
	3° *Taxodiées* (1).
Feuilles opposées ou verticillées	4° *Cupressées.*

Nous allons étudier avec quelque détail ces quatre sous-familles.

ABIÉTÉES (pl. 21 et pl. 22)

Généralités

On distingue deux sortes de genres dans cette sous-famille :

a) Les genres qui possèdent seulement des pousses longues : *Abies, Picea, Tsuga, Pseudo Tsuga.*

b) Les genres qui possèdent à la fois des pousses longues et des pousses courtes et où les feuilles s'insèrent sur les pousses courtes : *Pinus, Larix, Cedrus.*

Dans les genres de la première catégorie, les feuilles sont insérées en spirale sur un rameau long. L'écaille séminale et la bractée-mère

(1) Des auteurs font rentrer les Taxodiées dans les Cupressées, nous en avons expliqué les raisons : on y trouve tous les passages entre l'ovule renversé des sous-familles précédentes et l'ovule dressé des Cupressées.

sont séparées et différentes : la bractée-mère est plus petite. L'ovule est renversé.

Le genre type de cette catégorie est le genre *Abies*, que nous allons étudier.

Genre Abies

Abies pectinata (pl. 12, 17, 20). — Les feuilles naissent isolément sur des rameaux longs. Leur disposition est spiralée, mais tout se passe comme s'il s'était produit un aplatissement dans un même plan; il y a eu torsion des pédicelles (fig., pl. 17) des feuilles qui n'étaient pas dans ce plan et cette torsion a rabattu ces feuilles à droite et à gauche de l'axe. D'ailleurs le nom de Sapin pectiné (en peigne) fait allusion à la disposition des feuilles comme les dents d'un peigne de chaque côté de l'axe. Ces feuilles sont planes, échancrées au sommet chez le Sapin pectiné qui est le Sapin indigène ; elles sont pourvues, à leur face inférieure de deux bandes blanches, dues à l'abondance des stomates et à l'air qu'ils renferment.

Le fruit est un cône dressé (fig., pl. 12); l'écaille séminale et la bractée-mère sont différentes et séparées, l'écaille séminale étant volumineuse et la bractée-mère beaucoup plus étroite. L'ovule est renversé. Les écailles séminales sont lâchement imbriquées et les écailles tectrices sont assez apparentes sur le cône. Quand le fruit est mûr, les écailles se détachent de l'axe du cône et tombent avec les graines. Les fleurs mâles forment de petits cônes globuleux.

Cet arbre forme, seul ou mélangé à d'autres essences, d'importantes forêts dans les contrées montagneuses de la France et de la Corse. Il peut s'élever à une plus grande altitude que le Pin. *Hors de la France*, on le trouve dans toutes les contrées montagneuses de l'Europe centrale.

Autres espèces d'Abies

Il existe d'autres espèces de Sapin caractérisant plus ou moins certaines contrées. On n'y trouve plus le caractère d'aplatissement des feuilles dans un plan comme chez le Sapin pectiné.

Parmi ces nombreuses espèces, on peut citer :

Abies Nordmanniana. — On le trouve en Crimée, Caucase occidental, Arménie. Il forme de grandes forêts, souvent vers 2.000 mètres. Les feuilles sont spiralées, un peu dressées contre le rameau, au moins dans la partie supérieure de celui-ci ; ces feuilles sont tronquées et même un peu échancrées au sommet. Cet arbre est très ornemental et rustique ; il est souvent planté en France.

Abies pinsapo. — Ce bel arbre est originaire des montagnes de l'Espagne du Sud. Il est curieux de rappeler que cet arbre européen ne

fût découvert qu'en 1837, dans les Sierra du royaume de Grenade. C'est le célèbre botaniste genevois, Edmond Boissier, qui le rencontra au cours d'une de ses explorations botaniques en Espagne. Depuis, il a été très souvent planté en Europe dans les parcs et les jardins. Tandis que cet arbre est de plus en plus répandu par l'homme hors de son aire primitive, il décline dans celle-ci : les « pinsapares » d'Andalousie sont décimées par les feux des bergers et les ravages des moutons.

Genre Tsuga

(Pl. 21)

Il est caractérisé par la petitesse de ses cônes (12 à 35 mm. de long) ; les écailles sont persistantes sur l'axe, par conséquent le cône ne s'émiette pas à maturité, comme cela a lieu chez le Sapin, mais il se détache tout entier.

La déhiscence des sacs polliniques est transversale.

Ce genre comporte 6 espèces dans l'Asie et dans l'Amérique du Nord. Il n'existe donc pas aujourd'hui en Europe, mais, à l'époque tertiaire, il formait des forêts dans l'Europe centrale et au Spitzberg. Il semble qu'on l'ait reconnu dans les dépôts interglaciaires de Rakow en Pologne, ce qui indique que l'extinction du genre en Europe est de date relativement récente. Le genre Tsuga serait apparu dans l'Infracrétacé.

Tsuga canadensis. — C'est l'espèce la plus connue, elle constitue des forêts dans l'Amérique du Nord, du Canada à la Caroline du Nord.

(Cf. Carte de la distribution du genre Tsuga dans le Tertiaire et à l'époque actuelle (pl. 21).

Genre Pseudotsuga

(Pl. 21)

Ce genre est rattaché au genre Tsuga, mais, ici, la bractée-mère est très longue (fig.).

Pseudotsuga Douglasii. — Cet arbre croît dans l'Amérique du Nord occidentale (région des Montagnes Rocheuses) depuis l'Etat d'Orégon jusqu'à Mexico ; il forme de vastes forêts et peut atteindre 100 mètres de hauteur sur 3 mètres de diamètre. Très planté dans nos parcs et jardins et même dans nos plantations forestières, il se fait remarquer par la rapidité de sa croissance.

Dans le cône jeune, on voit seulement les écailles tectrices, puis apparaissent les écailles séminales (fig., pl. 21).

Genre Picea
(Pl. 12 et 17)

Feuilles (fig., pl. 17) à section losangique : 4 faces, 4 arêtes. Il y a des stomates sur les 4 faces. Dans ce genre, l'écaille séminale est de beaucoup prépondérante par rapport à la bractée-mère (fig., pl. 12).

Picea excelsa. — Cet arbre est indigène de nos régions. On l'appelle Epicéa ou faux Sapin. Il est aussi faussement appelé Sapin avec lequel les personnes non botanistes le confondent souvent. Les caractères différentiels sont cependant nets et nombreux.

Tandis que chez le Sapin les rameaux secondaires sont étalés, ils sont ici pendants, ce qui donne à l'arbre un aspect légèrement pleureur.

Les feuilles, disposées en spirale sur les rameaux, sont pointues, à section losangique et les stomates forment des rangées blanches sur les quatre faces (fig., pl. 17).

Les cônes femelles sont pendants tandis qu'ils sont dressés chez le Sapin. Les écailles séminales sont seules apparentes à maturité (fig., pl. 12). A ce moment, le cône tombe tout entier, tandis qu'il s'émiette en ses écailles constitutives chez le Sapin.

L'Epicéa est très abondant dans le Nord de l'Europe. En France, il n'est *spontané,* cependant, que dans une région plus élevée que celle du Sapin.

Picea orientalis. — Cet arbre habite les montagnes de l'Asie-Mineure et du Caucase.

Il existe au total 25 espèces d'Epicéa, fort voisines les unes des autres, dans la zone tempérée de l'hémisphère Nord des Deux-Mondes. Sa répartition est à peu près la même que celle du genre Pinus; l'Epicéa suit le Pin partout, sauf, toutefois, sous les tropiques. On les retrouve tous les deux sur les hautes montagnes.

Les Abiétées précédentes ont leurs feuilles insérées isolément. *D'autres ont leurs feuilles insérées par faisceaux à l'extrémité de rameaux courts. Exemple : le Pin.*

Nous allons étudier avec détails les divers genres de cette dernière catégorie.

Genre Pinus

Les feuilles sont insérées par faisceaux de 2, de 3, ou de 5 à l'extrémité de rameaux courts (pl. 17). Les bractées-mères des cônes sont excessivement réduites (pl. 20).

Le genre Pinus comprend 70 espèces représentées surtout dans l'Hémisphère tempéré Nord. On le trouve encore dans la zone tropicale,

mais toujours sur les montagnes assez élevées et en quelques régions seulement.

Il y a dans l'Hémisphère Nord deux lacunes dans la distribution du genre Pinus. La première est dans l'Amérique du Nord et correspond à la région des « prairies » qui se trouve sur l'emplacement d'une Mésogée occupant le centre de l'Amérique du Nord pendant l'Infracrétacé et disparue à la fin du Crétacé. La seconde lacune se trouve dans l'Asie centrale, dans la région des grands plateaux désertiques qui marquent le fait primitif.

Subdivisions du genre Pinus

On a subdivisé le genre Pinus d'après le nombre de feuilles de chaque fascicule. On a distingué les Pins à 2 feuilles, les Pins à 3 feuilles, les Pins à 5 feuilles. D'où 3 sections :

Section I : Pins à 2 feuilles, c'est la section Pinaster.
Section II : Pins à 3 feuilles, c'est la section Taeda.
Section III : Pins à 5 feuilles, c'est la section Strobus.

I. — Pins à 2 feuilles (section Pinaster)

Cette section comprend les espèces suivantes : Pin sylvestre, Pin d'Alep, Pin d'Autriche, Pin maritime, Pin pignon. Tous ces Pins sont indigènes.

Pinus silvestris. — On l'appelle aussi Pin commun. C'est une des espèces forestières les plus répandues en Europe, depuis la Sierra Nevada et l'Apennin de Ligurie jusqu'à la Laponie.

Le *Pinus silvestris* a les feuilles fasciculées par 2. Le « cône » est légèrement conique ; les écailles sont fortement imbriquées et serrées les unes contre les autres. *L'écaille tectrice* est *petite,* membraneuse, tandis que *l'écaille séminale est bien développée* (à l'inverse de ce qui se passe chez le Sapin).

A maturité des graines, il se forme une *lame de liège* aux dépens de l'écaille séminale, séparant une aile qui fait corps avec la graine ; les écailles séminales *s'entr'ouvrent* pour laisser tomber les graines que le vent dissémine d'autant mieux qu'elles sont pourvues d'une aile membraneuse.

Les cônes vides demeurent longtemps sur l'arbre après la dissémination (plusieurs années).

Le Pin sylvestre possède un tronc de couleur rouge. Il atteint un moindre hauteur (30 mètres) que le Sapin et surtout l'Epicéa (50 mètres).

C'est un arbre extrêmement utile pour son bois et sa résine (térében-

thine) ; les jeunes bourgeons de Pin sont employés en pharmacie pour préparer des infusions aromatiques.

Il existe en Europe d'autres Pins que le Pin sylvestre, entre autres :

Pinus montana. — C'est le *Pin de montagne ;* il est fréquent dans les Alpes et dans les Pyrénées où on le trouve aux plus hautes altitudes de végétation, entre 1.500 et 2.200 et même 2.500 mètres d'altitude. Il ne descend pas dans les plaines. Il peut présenter une tige courte et des rameaux s'étalant sur le sol : c'est la *variété pumilio.* D'autres fois, les écailles du cône se terminent par une expansion qui se retourne en crochet vers le bas : c'est la *variété uncinata* (Pin à crochets) (fig., pl. 22).

Pinus laricio. — C'est un bel arbre qui a donné de nombreuses variétés : *Pinus laricio de Corse, Pin noir d'Autriche ;* ces deux variétés ont été introduites en France et y sont souvent plantées. Dans la région lyonnaise, on trouve beaucoup de Pins noirs d'Autriche. Le tronc de cet arbre a une teinte très foncée, presque noire, d'où son nom. Ses feuilles ou aiguilles sont plus longues que celles du Pin sylvestre.

Pinus Halepensis ou Pin d'Alep. — Cet arbre est très caractéristique des bords du Bassin méditerranéen. C'est lui qui orne les bords de la mer en Provence.

Pinus pinea (*Pin Pignon*). — On l'appelle aussi *Pin parasol* à cause de son port caractéristique : le tronc est dénudé jusqu'à une grande hauteur et, au sommet seulement, les rameaux s'étalent en parasol, d'où son nom.

Ce Pin est lui aussi caractéristique des bords du Bassin méditerranéen. Il est cependant planté à titre décoratif dans d'autres régions présentant des conditions favorables de température, notamment sur les bords des lacs italiens et en divers points de l'Angleterre.

Les cônes sont très gros : 15 à 18 centimètres de longueur sur 8 à 12 centimètres de largeur. Leur forme est plutôt ovoïde. Les écailles ont des apophyses très épaisses ; les graines sont très grosses (16 à 20 mm.) et de couleur noir pourpre.

Pinus pinaster (*Pin maritime*). — On l'appelle aussi Pin des Landes. Cet arbre est indigène des régions maritimes de l'Europe occidentale. Il rend de grands services pour la fixation des dunes ou pour la mise en valeur de certaines terres incultes ou marécageuses. Il est essentiellement silicicole et calcifuge et dépérit rapidement en terre calcaire. On a échoué complètement lorsqu'on a voulu l'employer à mettre en valeur la Champagne pouilleuse, de nature essentiellement calcaire, mais on a bien réussi en y plantant le Pinus laricio.

Le Pin maritime constitue les *pignadas* des Landes de Gascogne et les pineraies de la Sologne.

Il se distingue facilement des autres Pins indigènes par la grande longueur de ses feuilles en aiguilles qui peuvent atteindre jusqu'à 30 centimètres.

Les cônes femelles sont coniques, allongés et assez grands.

C'est surtout le Pin maritime qui donne la térébenthine. On opère le résinage ou gemmage en entaillant le tronc jusqu'au bois ; la résine coule dans des récipients fixés à l'arbre même.

Pins à 3 feuilles (section Taeda)

Il n'y a pas de Pins à trois feuilles qui soient indigènes. On les trouve presque exclusivement dans l'Amérique du Nord.

Pinus ponderosa. — Il est appelé en Amérique *Yellow-pine* ou *Pitch-pine.* Il fournit un bois lourd, le pitchpin. On trouve cet arbre dans les Montagnes de l'Ouest des Etats-Unis, entre 1.300 et 2.000 mètres où il forme d'immenses peuplements pur ou mélangé au Pin de Lambert ; il peut atteindre 90 mètres de haut.

Pinus australis. — Il croît aussi dans les montagne de l'Ouest des Etats-Unis sur d'immenses étendues et à une grande altitude.

Pinus rigida ou *Pinus palustris.* — C'est surtout ce Pin qui porte le nom de *Pitch Pine.* Son bois résiste remarquablement à la pourriture. On le trouve aux Etats-Unis, sur le versant Atlantique, dans la région des Alleghanys.

Pinus taeda. — Il forme de vastes forêts s'étendant depuis la Floride jusqu'à la Caroline du Nord.

Pinus Coulteri. — C'est le Pin de Coulter. Il croît en Californie. Ses cônes sont extrêmement robustes, ils atteignent 36 centimètres de long et les écailles sont armées d'une forte pointe. Les feuilles sont très longues.

Pins à 5 feuilles (section Strobus)

Ce groupe des Pins à 5 feuilles se différencie nettement des deux autres que nous venons de passer en revue. Ici, les écailles séminales sont très molles, peu lignifiées. C'est le cas des trois espèces suivantes présentant pour nous un certain intérêt : Pin cembro, Pin de Weymouth, Pin de Lambert.

Pinus cembra ou Pin cembro. — On l'appelle le plus souvent *Pin arole.* C'est un Pin peu répandu, croissant uniquement dans les Alpes. C'est celui des résineux qui s'élève le plus haut en altitude ; il n'est guère dépassé que par de rares feuillus, tels que l'Aulne vert et des Saules rabougris.

Le tronc se dénude et les rameaux deviennent tortueux et étalés, ce qui donne à la plante un aspect bizarre et tourmenté, aspect d'ailleurs assez commun aux arbres des hautes altitudes soumis aux vents et mutilés par la tempête.

Cet arbre, qui fut très abondant dans nos Alpes, est malheureuse-

ment en voie de disparition. Il est regrettable que les montagnards le détruisent sous prétexte d'y substituer des prairies plus productives. Cet arbre, peu difficile sous le rapport des conditions ambiantes, consolidait le sol de la montagne. Ses cônes restent verts pendant longtemps. Le Pin arole est le seul Pin à 5 feuilles qui soit indigène.

Pinus strobus ou Pin de Weymouth. — On l'appelle aussi Pin de Lord Weymouth ou simplement *Pin du Lord.* Cet arbre présente encore la particularité d'être à 5 feuilles ; mais, de plus, il n'est point indigène, ni même européen ; il croît au Canada, aux Etats-Unis, sur tout le versant de l'Atlantique. Par contre, il est naturalisé en Europe et fréquemment planté dans les parcs. Ce Pin fut introduit en Angleterre, en 1705, par la duchesse de Beaufort ; un peu plus tard, Lord Weymouth en fit des plantations considérables dans ses domaines anglais d'où les graines furent distribuées dans toute l'Angleterre et, de là, en Europe continentale. C'est un très bel arbre, grand, élancé, droit, à cime longue et conique. Il peut atteindre dans sa patrie 60 mètres de haut sur 6 à 8 mètres de circonférence. Ses feuilles sont fines et assez longues, disposées par 5. Les cônes sont étroits, longs et pendants ; ils présentent la particularité caractéristique de la section *Strobus,* c'est-à-dire que les écailles restent molles et inermes, tandis que dans les autres Pins, elles sont dures et armées d'une pointe.

Pinus Lambertiana. — Ce Pin croît dans l'Amérique du Nord occidentale, sur tout le versant du Pacifique. Ses cônes femelles sont les plus longs de ceux de tous les Pins, même que ceux du Pin de Coulter : ils arrivent à atteindre 30 à 40 centimètres de long.

(Cf. Carte de la distribution géographique du *Pinus Lambertiana,* pl. 22).

Paléontologie du genre Pinus et autres Abiétées

On les trouve à l'état fossile depuis l'époque *Infracrétacée,* et peut-être même avant pour le genre Pinus que certains auteurs croient reconnaître dès le Rhétien (Lias inférieur). Les Abies, Larix, Cedrus apparaissent un peu plus tard : Jurassique, Crétacé ; ils sont même encore rares au Tertiaire. Il est remarquable que les principales sections du genre Pinus soient bien différenciées dès l'Infracrétacé : section Pinaster, section Taeda, section Strobus.

Il est curieux de voir comment on peut établir que les Pins se relient aux Epicéas et en dérivent peut-être :

Après avoir épanoui ses cotylédons, la tige des Pins produit des feuilles vertes, plus courtes que les cotylédons et disposées en spirale. Pendant cette période, la plante ressemble à un Epicéa : c'est la forme juvénile du Pin ; elle se termine quelquefois au début de la

seconde année (*Pinus strobus*) mais elle peut durer pendant plusieurs années. Pendant cette période, les pépiniéristes disent que la plante n'est pas encore « caractérisée ».

Hypothèse de Van Tieghem. — Il se demande si, par des conditions particulières de nutrition — sans doute surabondante — on ne pourrait pas maintenir indéfiniment ce type Epicéa du Pin. La forme adulte des Pins ne serait pas la forme typique, mais une forme frappée extérieurement de modifications.

Hypothèse phylogénétique. — Les phylogénistes vont plus loin et, appliquant la loi bio-génétique de Haeckel (mieux dite « loi de Serres »), d'après laquelle *l'ontogénie ne fait que reproduire la phylogénie,* ils pensent que le dimorphisme foliaire des Pins indiquerait qu'ils dérivent d'ancêtres à feuilles isolées, voisins des Epicéas. L'observation de certains caractères anatomiques semble appuyer cette manière de voir.

De plus, on a étudié dans le Crétacé (Jeffrey, Chrysler et Hollick) un végétal à *feuilles isolées* qui, par ses caractères, a mérité le nom de *Prepinus ;* il est plus ancien que les Pins et les Epicéas et semble en être la souche commune.

Si nous admettons cette interprétation phylogénétique, le feuillage juvénile des Pins n'est plus, comme le pensait Van Tieghem, le feuillage « normal », mais bien plutôt un *état larvaire* indiquant une des phases de l'histoire de l'espèce.

Nous verrons, d'autre part, que ces formes juvéniles existent pour plusieurs autres Conifères.

Qu'est-ce que ce *Prepinus* que nous venons de mentionner ?

Le savant anglais Jeffrey a décrit sous ce nom des feuilles et des rameaux d'une Conifère du Crétacé, qui montre des affinités évidentes avec le genre *Pinus,* mais qui possède par ailleurs un bois centripète dans les faisceaux foliaires et d'autres caractères primitifs qui rappellent par quelques points la structure foliaire des Cordaïtes. Les feuilles sont en aiguilles, leur disposition est spiralée.

Jeffrey regarde le *Prepinus* comme un ancêtre probable des vrais Pins.

Le genre Pinus est le plus ancien genre des Abiétées. Les Abiétées, en général, sont beaucoup plus anciennes que les Taxodiées et les Cupressées. Quant aux Araucariées, elles le disputent en antiquité aux Abiétées.

Beaucoup de bois fossiles doivent être rattachés aux Conifères. Parmi eux, il faut citer à part une sorte de Pin, le *Pinus succinifer* dont la résine constitue l'ambre (résine fossile). On le trouve notamment dans les célèbres couches succinifères des environs de Königsberg (Oligocène supérieur). L'ambre y est répandu en nodules et à profusion dans

une couche de sable de 1 m. 30 à 1 m. 70 d'épaisseur. On a trouvé inclus dans cet ambre plus de 2.000 espèces d'insectes, arachnides et myriapodes.

Genre Larix

Une seule espèce est indigène : c'est le *Larix europaea*. On l'appelle vulgairement *Mélèze*.

Les feuilles, de consistance molle, sont disposées en faisceaux à l'extrémité de rameaux courts (fig., pl. 17). En fait, ce fascicule foliaire du Mélèze n'est pas un verticille ; il en a seulement l'apparence et les feuilles, en réalité solitaires, se rapprochent par suite de l'avortement tuberculiforme des pousses. C'est un faux verticille.

Les branches principales sont redressées, mais les rameaux secondaires sont pendants, d'où un aspect général « pleureur » de l'arbre.

Les cônes femelles sont petits, globuleux et dressés. Ils sont de plus petite taille que ceux des autres Abiétées.

Les écailles séminales sont orbiculaires ; elles s'accroissent peu et sont dépassées par les écailles tectrices.

Cet arbre habite les Alpes jusqu'aux Carpathes. Il s'élève, en compagnie du Pin Cembro, jusqu'à 2.000 et même 2.900 mètres d'altitude, c'est-à-dire jusqu'à l'extrême limite de la végétation arborescente.

Planté en plaine, il pousse d'abord très vite, mais sa caducité est précoce et le bois de mauvaise qualité, tandis que, dans son habitat naturel, le bois de Mélèze est le meilleur de nos bois de Conifères. On retire du Mélèze une térébenthine particulièrement fine, dite *térébenthine de Venise*. Son résinage est pratiqué surtout dans le Tyrol.

Il y a quelques autres espèces de Mélèzes dans la partie tempérée ou froide de l'hémisphère Nord. Citons le *Larix dahurica* (de la Dahourie, Sibérie) et le *Larix siberica* (de la Sibérie) qui tous deux s'avancent jusqu'au cercle polaire et même au delà (72° de latitude), c'est-à-dire jusqu'à l'extrême limite septentrionale de la végétation arborescente.

Genre Pseudolarix

A côté du genre Larix se place le genre Pseudolarix spécial au Nord-Est de la Chine. Le cône se fragmente en écailles séparées après sa maturité, tandis que chez le *Larix*. les écailles ne se détachent pas du cône. Le cône adulte va en s'évasant et la forme générale est celle d'un cône renversé, c'est-à-dire plus étroit vers l'insertion, la base étant vers l'extrémité libre (fig., pl. 22).

Le genre Pseudolarix est monotype, c'est-à-dire qu'il comporte une seule espèce : le *Pseudolarix Kaempferi*, indigène de la Chine septentrionale et orientale.

Genre Cedrus

Un Cèdre comporte des rameaux longs, portant des feuilles en disposition spiralée, et des rameaux courts qui produisent à leur extrémité des feuilles fasciculées dans les conditions décrites pour le Mélèze, mais ces feuilles sont persistantes, c'est-à-dire qu'elles vivent plusieurs années, tandis que les feuilles de Mélèze sont annuellement caduques (fig., pl. 17).

Le cône femelle est ovoïde, volumineux, avec les écailles caduques, parce que l'axe du cône pourrit sur l'arbre d'où s'ensuit l'émiettement du cône.

Les Cèdres ne sont pas spontanés en France, mais cultivés et rustiques. Il y a trois espèces :

Cedrus Libani ou Cèdre du Liban. — Il se reconnaît facilement à son port : les branches et les rameaux forment des assises horizontales et le tronc est tortueux. Les cônes sont en forme d'œuf. Cet arbre est maintenant rare dans le Liban, les habitants l'ont détruit. On en trouve par contre de belles forêts dans le Taurus de Silicie, de 1.300 à 2.100 mètres, et aussi dans les autres montagnes de l'Asie-Mineure et de Chypre. L'arbre atteint 40 mètres de hauteur et 11 mètres de circonférence avec un âge de 2.000 à 3.000 ans.

Les Hébreux ont écrit que le temple de Salomon fût édifié en bois de Cèdre, mais les travaux des historiens, des linguistes, appuyant les observations des botanistes, tendent à prouver qu'il ne s'agissait pas du bois de Cèdre du Liban, mais des bois de Cyprès, de Genévrier du bassin méditerranéen, souvent appelés improprement « Cèdres », et de quelques autres essences. Cette interprétation est d'ailleurs contestable.

Le bois de Cèdre n'a pas de valeur chez nous mais il n'en est pas de même dans son pays d'origine.

Bien que connu depuis longtemps, le Cèdre du Liban ne fût introduit que tard en Europe : en Angleterre d'abord (1676), et en France par Bernard de Jussieu, en 1766 (légende du chapeau).

Cedrus Deodara. — Il croît dans l'Himalaya entre 1.300 et 3.900 mètres.

Cedrus atlantica ou *Cedrus Libani atlantica.* — On l'appelle vulgairement Cèdre de l'Atlas.

Cet arbre est le plus souvent rapporté à C. Libani à titre de variété. Cette variété diffère du type par ses feuilles plus courtes, généralement arquées et conniventes, de telle sorte que les faisceaux de feuilles apparaissent plus ou moins globuleux. Ces feuilles sont glauque argentées en dessus, grâce à deux lignes blanches bien marquées de stomates. Les cônes sont plus petits, soit 5-6 centimètres sur 4 centimètres, au lieu de 8-12 centimètres sur 5-6. Moins difficile et plus rustique que le type,

c'est une variété plus « forestière ». La glaucescence lui confère une valeur ornementale particulière.

Son pays d'origine est l'Algérie et le Maroc, où on le rencontre souvent entre 1.500 et 2.700 mètres. Il couvre de vastes étendues en Algérie, notamment dans le Massif de l'Aurès.

Il n'a été introduit en Europe (France et Angleterre) qu'en 1842 comme arbre d'ornement.

Il faut noter que, pour certains auteurs, ces trois arbres appartiendraient à une seule et même espèce, le *Cedrus Libani*, dont les deux derniers ne seraient que des variétés.

Araucariées (pl. 22)

Généralités

Dans cette sous-famille, il y a concrescence de la bractée-mère et de l'écaille séminale. L'ovule est renversé et il est unique (fig., pl. 20).

Les étamines portent des sacs polliniques nombreux, allongés, pendants, à déhiscence longitudinale (pl. 20 et pl. 22).

Les feuilles sont insérées en spirale (fig., pl. 18, pl. 22).

Deux genres : le genre *Araucaria* et le genre *Agathis* ou *Dammara*.

Dans le genre *Dammara* ou *Agathis*, la graine est indépendante de l'écaille séminale, elle tombe avec deux ailettes inégales.

Dans le genre *Araucaria*, la graine reste toujours dépendante de l'écaille séminale et ne tombe qu'avec elle ; elle n'est pas ailée.

Le bois des Araucariées présente cette particularité que les aréoles peuvent être disposées sur deux rangs le long des parois radiales des trachéides au lieu d'être sur un seul rang comme il est normal pour les autres Gymnospermes (pl. 22).

Genre Agathis ou Dammara
(Pl. 13, cône femelle)

Ce sont de grands arbres toujours verts, dont les feuilles sont *larges, aplaties*, avec un pétiole et de nombreuses petites nervures longitudinales parallèles (fig., pl. 17).

Ce genre comprend quatre espèces vivant en Malaisie, aux Philippines, aux îles Fidji et en Nouvelle-Zélande. Ces plantes sont donc exclusivement océaniennes.

Agathis orientalis. — Il croît aux Iles malaises et aux Philippines et atteint 30 mètres de hauteur. Il fournit la résine *Dammar* utilisée pour les vernis ; on l'emploie aussi comme substance officinale. Elle découle du tronc et est incolore ou jaunâtre.

Agathis australis. — Cet arbre croît en Australie et en Nouvelle-Zélande. C'est le Pin Kauri des indigènes; il fournit la résine *Kauri-copal,* qui est assez semblable à la résine *Dammar.* Elle découle du tronc, s'accumule à sa base et jusque dans le sol. Elle est employée dans l'industrie comme la résine Dammar.

Genre Araucaria

On en a fait deux sections :

Section I. — Les feuilles sont aplaties, assez larges, mais sans pétioles. Ces feuilles sont assez longues (2 à 3 cm.); elles peuvent s'écarter plus ou moins de l'axe.

Araucaria brasiliensis ou brasiliana. — Cet arbre croît dans les régions montagneuses du Brésil central et méridional où il forme de grandes forêts. Il atteint jusqu'à 50 mètres de hauteur. Son port est caractéristique et permet de le reconnaître facilement : ses branches sont horizontales, puis tombantes pour se recourber enfin en haut avec une touffe de petites ramifications feuillues (fig. VI, pl. 22). Les feuilles se terminent en pointe et ont environ 3 centimètres de long. Les cônes sont subsphériques, assez gros, avec des écailles en apparence d'une seule sorte (caractère des Araucariées en général). Cet arbre fournit bois et résine.

Araucaria imbricata. — Il forme des forêts dans le Sud du Chili. On l'appelle quelquefois « Sapin du Chili ». Les feuilles sont de fortes écailles pointues, peu divergentes, entourant le rameau suivant une spirale. Elles sont très dures et plus longues que dans l'espèce précédente.

Les branches ont une apparence cylindrique et armée. L'aspect de ces arbres qui ont l'air d'être en fer forgé en font un singulier élément de décoration dans nos jardins et dans nos parcs.

Section II. — Les feuilles sont petites, en aiguille, à quatre angles et plus ou moins imbriquées.

Araucaria excelsa ou Sapin de Norfolk. — C'est un bel arbre qui atteint 60 mètres dans son pays d'origine : l'île de Norfolk, petite île océanienne à l'est de l'Australie, à mi-distance entre la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande. Il habite aussi l'Australie. Chez nous, c'est la modeste plante qu'on cultive en pot pour décorer les appartements. Cependant, cet arbre croît très bien en Provence où il atteint une certaine dimension.

Araucaria Cookii. — On le trouve en Nouvelle-Calédonie. Il est très voisin de l'*Araucaria excelsa* (fig., pl. 22).

Epoque d'apparition des Araucariées

Les *Dammara* sont les Araucariées tardives, datant du Crétacé et du Tertiaire.

Des formes rattachées aux Araucariées se montrent dès le Permien, mais elles constituent des types aberrants du Permien et du Carbonifère; tels sont les genres *Walchia* et *Voltzia* dont nous allons bientôt parler.

Les Araucariées sont rivales en antiquité des Abiétées, ce qui pose la question des relations phylétiques entre ces deux groupes.

On sait qu'il existait durant le Mésozoïque une flore araucarienne très étendue et c'était probablement le type dominant des Conifères durant cette période.

Les Araucariées s'étendaient du Groënland à la Patagonie dans un hémisphère et du Spitzberg à la colonie du Cap dans l'autre. Leur distribution était sans doute plus restreinte dès le début du Tertiaire et ils sont maintenant localisés dans l'Amérique du Sud et dans l'Australie. Ils ont donc disparu de l'Amérique du Nord, de l'Europe, de l'Afrique et pratiquement de toute l'Asie.

On rattache aux Araucariées, comme nous venons de le dire, 2 genres fossiles très anciens : le genre *Walchia* et le genre *Voltzia*.

Genre Walchia
(Pl. 22)

D'après l'opinion de Zeiller, à laquelle se range Seward, les *Walchia* se rattacheraient aux Araucariées dont ils seraient de très anciens représentants fossiles.

Ces végétaux sont, en effet, caractéristiques du *Permien* où ils atteignent leur apogée et où ils s'éteignent.

Ces arbres comprenaient :

1° Un tronc vertical ou flèche ;

2° Des rameaux horizontaux de 1er ordre, comme ceux des Sapins actuels ;

3° Des rameaux de 2^{e} ordre, insérés en disposition distique sur les rameaux de 1er ordre et étalés dans le même plan.

Ces rameaux de 2^{e} ordre se divisaient dichotomiquement un certain nombre de fois, comme l'indique le schéma (pl. 22, fig IX).

Sur ces rameaux s'inséraient de petites feuilles falciformes et décurrentes ; ces rameaux et leurs feuilles offrent une analogie frappante avec ceux de l'*Araucaria excelsa* d'Australie.

Le cas que nous venons de décrire se rapporte au type le plus ancien du genre Walchia ; il existe un type moins ancien ayant l'aspect de nos Conifères actuelles, comme le montre la figure XI, pl. 22.

Sur l'axe principal s'insèrent des feuilles falciformes, petites et irrégulières.

Les cônes fructifères sont généralement cylindriques et allongés, parfois très grands (15 à 20 cm.) ; ils sont constitués par des écailles imbriquées portant chacune une graine sur leur face interne. Il y a une seule sorte d'écaille avec un seul ovule. Comme on le voit, ce cône rappelle beaucoup celui des Araucariées (fig., pl. 22).

D'autre part, ces végétaux fossiles se rattachent encore aux Araucariées par les particularités de la structure des trachéides du bois. Les Araucariées actuelles ont des trachéides avec aréoles disposées en 2 ou 3 séries longitudinales. On retrouve la même disposition dans le bois secondaire de Walchia (fig. XI, pl. 22). Dans le bois primaire de Walchia, il y a, au contraire, irrégularité : les ponctuations sont nombreuses mais disposées sans ordre ; certaines ponctuations sont perforées, d'autres sont imperforées ; elles sont inégales et certaines ponctuations sont croisées (fig. XI, pl. 22).

Genre Voltzia
(Pl. 22, XII à XIII)

Voltzia heterophylla. — Ce Conifère est rattaché soit aux Araucariées, soit aux Taxodiées actuelles.

Les rameaux de second ordre sont caractérisés par la présence de 2 sortes de feuilles : à la base, de petites feuilles falciformes, carénées, décurrentes ; plus haut, des feuilles allongées, étroites, décurrentes également, semblables à des aiguilles de Pin (fig. XII, pl. 22).

Le genre Voltzia s'observe depuis le Permien supérieur jusqu'au Trias moyen, inclus.

Cônes fructifères. — Ils sont très anormaux ; ils ont plutôt l'allure d'un axe muni de folioles ou bractées assez irrégulières, mais portant des ovules. Il semble que le tissu de l'axe se lignifiant peu, la croissance s'est prolongée en maintenant un écartement notable entre les écailles. Ces formations sont-elles assimilables à des cônes de Conifères ? Il peut subsister quelque doute à cause de l'insuffisance des restes fossiles qui ne permettent que bien difficilement de voir des ovules en connexion avec des écailles (fig., pl. 22, XIII).

S'il en est bien ainsi l'apparition des Conifères est reculée jusqu'au Permien (le doute n'est d'ailleurs pas possible pour le *Walchia*).

Mais ce n'est qu'au Crétacé inférieur que des cônes incontestables et variés de Pinacées apparaissent ; ils sont même déjà attribuables aux genres actuellement vivants : *Pinus, Cedrus, Abies, Tsuga,* et autres.

Le fait surtout que les écailles de *Voltzia* sont simples permet de les rattacher aux Araucariées qui semblent donc présenter une plus grande antiquité que les Abiétées.

Taxodiées
(Pl. 23)

Généralités

Ce groupe est moins naturel que les précédents. On peut le caractériser par la *soudure incomplète* des écailles tectrices et séminales. Dans le cône mûr, on ne trouve apparemment qu'une seule sorte d'écaille, mais un sillon, tout au moins, marque à l'extrémité libre la dualité de l'écaille (fig., pl. 12 et 23). Cette dualité se confirme, ainsi que nous l'avons vu, par l'étude anatomique : les faisceaux libéro-ligneux sont orientés normalement du côté inférieur ou externe de l'écaille, et inversement du côté supérieur, c'est-à-dire tourné vers l'axe. Les ovules sont sur le dos de ce qui correspond à l'écaille séminale (fig., pl. 12, *Cryptomeria* et *Sequoia*).

Il y a plusieurs ovules (fig., pl. 12). De plus, les ovules sont tantôt dressés, tantôt inversés, suivant les genres.

Les Cupressées ayant toujours l'ovule dressé, beaucoup d'auteurs rangent les genres de Taxodiées présentant ce caractère dans le groupe des Cupressées ; aussi trouve-t-on une sorte de flottement dans la classification.

Il subsiste toutefois entre les *Cupressées* et les *Taxodiées* cette différence que les pièces du cône femelle sont spiralées chez les Taxodiées et opposées et décussées chez les Cupressées.

Les genres intéressants de Taxodiées sont les suivants : *Sciadopytis — Sequoia — Cunninghamia — Cryptomeria — Taxodium.*

Remarquons, au point de vue phytogéographique, ce fait notable que les 3 genres : *Sciadopytis, Cryptomeria, Cunninghamia* sont *endémiques* de la région sino-japonaise. Le genre *Sequoia* a une aire très limitée (Californie). Le genre *Taxodium* est confiné au Sud-Est de l'Amérique du Nord (de la Virginie à la Floride).

Genre Sciadopytis

C'est le seul genre de cette section qui ait des feuilles fasciculées, groupées et concrescentes entre elles deux à deux. Les rameaux sont de 2 sortes : il y a des *rameaux longs* portant des *rameaux courts* (fig., pl. 18).

C'est sur les rameaux courts que sont disposées, en un faux verticille, des feuilles géminées mais qui sont concrescentes par leur bord en contact en une lame unique, dont la nature double se révèle par le nombre et la disposition des faisceaux. Les deux feuilles concrescentes peuvent d'ailleurs parfois se séparer près de leur extrémité (fig., pl. 18).

Ce genre comprend une seule espèce : le *Sciadopytis verticillata,* originaire du Japon et de la partie orientale de la Chine, qui est un arbre de 30 à 50 mètres de hauteur. Il est ainsi appelé parce que les feuilles géminées sont disposées en un faux verticille.

Toutes les feuilles des autres espèces de Taxodiées sont isolées.

Genre Sequoia

Les ovules sont d'abord dressés dans le jeune âge, puis inversés ensuite du fait de la croissance du carpelle (fig., pl. 12 et pl. 20).

Ce genre comporte les géants du règne végétal. Aussi a-t-il été nommé — l'amour-propre national s'en mêlant — *Wellingtonia* par les Anglais et *Washingtonia* par les Américains ; on le désigne plus simplement sous le nom de *Sequoia.*

Sequoia gigantea. — Il peut dépasser 100 mètres de hauteur et 12 mètres de circonférence. Les feuilles sont petites, étroites, spiralées et décurrentes ; elles sont imbriquées (fig., pl. 18).

Cet arbre fut découvert par un explorateur anglais, Lobb, dans les montagnes de la Californie (Sierra Nevada) à 1.500 mètres d'altitude. Il observa de nombreux exemplaires dépassant 100 mètres de hauteur. Comme les cônes étaient petits et semblaient n'être constitués que par des écailles d'une seule sorte, il les prit pour des Cyprès.

On peut cependant constater, sur la surface libre de ces écailles, un sillon qui affecte toute la largeur et qui est un indice de leur dualité.

Ce ne sont plus les arbres les plus élevés qu'on connaisse ; ils sont en effet dépassés par les Eucalyptus d'Australie dont on a trouvé des individus atteignant 140 mètres.

Les touristes du Nouveau-Monde vont visiter comme curiosité les célèbres forêts de la vallée de Mariposa en Californie.

On a évalué à 3.000 ans et plus l'âge de certains exemplaires, mais, lorsqu'on a pu compter les couches annuelles sur des sections de troncs abattus, on a constaté seulement un âge maximum de 1.500 ans.

Dans la portion ouest de cette Sierra Nevada — entre 1.200 et 2.000 mètres — se trouvent, sans doute, les plus belles forêts du monde. Les Sequoia, véritables monarques de la végétation, s'y trouvent mélangés aux Pins, Sapins, Epicéas, et Cèdres; les Américains les qualifient de « Big trees ». La forêt y est relativement claire (forêt-parc) et, tandis que les plus grands arbres sont tous des Conifères, il y a un sous-étage d'Angiospermes : Chênes, Cornouillers, Erables et aussi beaucoup de buissons de belles plantes à fleurs, notamment l'*Azalea occidentalis,* aux fleurs blanches lavées de rose.

Quand on s'élève sur ces montagnes, on voit que toute végétation arborescente disparaît vers 3.000 mètres.

Les Sequoia sont souvent plantés en France (jardins et parcs) car ils croissent très vite et ont une grande valeur ornementale. En effet, ces arbres ne sont pas seulement grands et gros, mais très beaux : l'écorce est d'une douceur veloutée et de tons riches ; la surface du tronc ondule en côtes énormes ; les branches sont vigoureuses ; le feuillage vert éclatant tranche sur le vert sombre des autres Conifères qui sont dans le voisinage.

Le *Sequoia sempervirens* est encore appelé *S. taxifolia,* c'est-à-dire à feuilles d'If. Il se distingue, en effet, facilement de *S. gigantea* par ses feuilles linéaires longues de 15 à 18 millimètres, distiques et subdistiques. C'est aussi un très grand arbre pouvant atteindre 90 mètres de hauteur. Il habite la haute Californie où le trouva Menziès, en 1796. Il fut introduit en 1846 en Europe. Il est un peu moins rustique que son congénère, mais possède la particularité de très bien rejeter de souche et de pouvoir ainsi fournir des cépées assez épaisses. C'est également un très bel arbre d'ornement.

Genre Cryptomeria

Ici les ovules sont toujours dressés ; les cônes sont petits et à écailles denticulées. L'extrémité libre de ces écailles permet de reconnaître la dualité grâce à un sillon séparant deux languettes denticulées (fig., pl. 12). L'observation de la structure anatomique la confirme d'ailleurs.

Cryptomeria japonica ou Cèdre du Japon. — Cet arbre est très répandu dans les montagnes du Japon et de la Chine. Il atteint 40 mètres de haut. Beaucoup de variétés sont cultivées dans ces pays et plantées le long des avenues. Cet arbre a été introduit en Europe en 1842 et peut vivre en plein air en quelques points de la France de climat doux et humide, notamment dans la partie occidentale. Les feuilles sont petites, aciculaires et décurrentes.

Le *Cryptomeria elegans,* que l'on plante quelquefois chez nous dans les parcs, en est une variété.

Genre Taxodium
(Pl. 23)

Ici les ovules sont toujours dressés. Une certaine ressemblance du feuillage avec l'If ou *Taxus* lui a valu son nom de Taxodium.

Une espèce fort intéressante nous arrêtera un peu :

Taxodium distichum ou Cyprès de Virginie. — Il va sans dire que c'est un faux Cyprès. Cet arbre est indigène des régions marécageuses des Etats du Sud et de l'Est des Etats-Unis, tels que la Virginie et la Floride. Il est planté en Europe dans les parcs, autour des pièces d'eau

ou des lacs artificiels (à Lyon, lac du Parc de la Tête-d'Or). Il peut atteindre 30 mètres de hauteur sur 12 de circonférence.

Les feuilles (pl. 17) sont courtes, plus ou moins molles, en disposition spiralée mais légèrement aplaties dans un plan, d'où le nom de « distique »

Les cônes sont globuleux ; la dualité des écailles apparaît bien à l'examen de la surface libre: on y voit un sillon circulaire (fig., pl. 23). Les feuilles sont caduques, d'où le nom de « Cyprès chauve » qu'on lui donne parfois et qui répond à l'aspect de l'arbre en hiver. Leur chute a lieu d'une manière très particulière : ce sont les rameaux courts portant ces feuilles qui tombent en les entraînant, de telle sorte qu'on a *l'apparence* de feuilles composées pennées (palmettes) qui se sont détachées (fig., pl. 17).

Cet arbre présente la particularité remarquable de produire des « racines respiratoires », c'est-à-dire que, dans les lieux marécageux, les racines forment au-dessus de la surface de la vase des apophyses coniques, qui servent à la respiration (adaptation respiratoire), le sol étant mal oxygéné (fig., pl. 23).

Le Cyprès chauve a été introduit en Europe par le botaniste Jean Trandescant vers 1640.

C'est de 1785 à 1796 que le Cyprès chauve a été planté par André Michaux (botaniste français, explorateur de l'Amérique du Nord) à Trianon et à Rambouillet, où on les retrouve aujourd'hui centenaires.

Cet arbre doit être planté sur le bord des pièces d'eau ; il résiste à nos hivers les plus rigoureux et est précieux pour l'assainissement des contrées marécageuses. Il fournit une térébenthine excellente, un bois léger mais dur, très propre à la charpente et à la menuiserie et qui jouit de la propriété de se conserver indéfiniment sous l'eau.

Les protubérances radicales n'apparaissent qu'à partir d'un certain âge, variable, soit : 25 ou 30 ans. Mais il faut absolument pour cela que le sol soit très humide, fangeux. Elles apparaissent depuis peu d'années au Parc de la Tête-d'Or, à Lyon, dont le lac est bordé d'une ceinture de ces arbres. Ces protubérances manquent dans certaines conditions.

Taxodium mexicanum. — Cet arbre vit au Mexique sur les hauts plateaux du Sud. On le trouve près de la Crypte de Montezuma, dans le sanctuaire de Santa Maria de Tule, près d'Oaxaka. Un individu atteint 50 mètres de hauteur et 17 mètres de diamètre ! On suppose que c'est cet arbre qui a été découvert et signalé par Cortez. De Candolle lui attribue 6.000 ans d'âge et Humboldt 4.000 ans.

Genre Cunninghamia

Les ovules sont inverses et au nombre de 3 sur chaque écaille. L'anthère est formée de 3 loges. Ce genre comporte une seule espèce : le *Cunninghamia sinensis,* qui vit dans la Chine orientale et au Japon.

Cupressées

(Pl. 23)

Généralités

On trouve des traces de ce groupe à partir du Jurassique, mais il est surtout bien développé dans le Tertiaire.

Les feuilles sont opposées par deux ou verticillées, jamais spiralées. Les ovules sont toujours dressés.

Les Cupressées peuvent être rapportées à 4 types, les genres : *Callitris — Thuya — Cupressus — Juniperus.*

Feuilles : formes juvéniles et formes adultes. — On observe un fait général chez les Cupressées : c'est que la forme des feuilles juvéniles est très différente de celle des feuilles adultes.

Les formes adultes de feuilles peuvent se ramener à deux types : *type cupressoïde* et *type thujoïde* (fig., pl. 18).

1° Dans le premier type, *dit cupressoïde,* les paires de feuilles successives sont toutes semblables ; les rameaux et ramules sont *cylindriques* ou plus ou moins *tétragones.*

A ce type se rattachent la plupart des Cupressées : (*Cupressus sempervirens,* etc...) et les Juniperus de la section *Sabina* (*J. Sabina, phœnicea, thurifera, virginiana,* etc...).

2° Dans un deuxième type, *dit thujoïde,* les feuilles sont de telle sorte que l'on rencontre alternativement un verticille de deux feuilles aplaties dans le plan de leur limbe et un verticille de deux feuilles pliées chacune suivant la nervure médiane qui se trouve alors constituer la *tranche* du ramule dont l'ensemble est *aplati.*

A ce type se rattachent les genres *Thuya, Thuyopsis, Libocedrus,* et certains *Cupressus : C. Lawsoniana,* etc...

Mais ce n'est toujours que plus ou moins tard que l'un des 2 types adultes est réalisé, que la plante se *caractérise.* Dans tous les genres (que les espèces présentent plus tard le type thujoïde ou le type cupressoïde) on voit succéder aux cotylédons des feuilles aciculaires, à limbe aplati, étroit, détaché de l'axe sur une grande longueur, moins raides et piquantes que chez les *Juniperus oxycedrus,* longuement décurrentes et étalées horizontalement.

Les plantules ont ainsi un aspect totalement différent de la plante adulte, aspect qui rappelle de loin certaines Euphorbes (*Euphorbia cyparissias,* par exemple) ou mieux, diverses bruyères.

Certains individus ont tendance à conserver ces formes de jeunesse. On a obtenu ainsi des plantes qui présentent toute leur existence, et quelles que soient leurs dimensions, la forme éricoïde. Par exemple à partir de *Thuja orientalis* ou Biota et *Thuja occidentalis* (fig., pl. 18), cultivés dans nos jardins, et de quelques Cyprès. Ces formes peuvent être très ornementales mais elles sont presque toujours stériles et on les multiplie par greffe.

C'est pour ces formes de Thuja que Siebold avait créé le genre *Retinospora* auquel on a rattaché ensuite toutes les formes analogues.

Dans les rares cas de fertilité, les graines redonnent la forme normale. Le genre *Retinospora* n'est donc pas scientifique, il répond à ce que l'on appelle, dans l'étude de l'hérédité, une *fluctuation* (que l'on ne peut maintenir que par la fixation agame).

Soulignons, à ce propos, que beaucoup de Conifères présentent le dimorphisme foliaire en question : le genre *Pinus* chez les *Abiétées,* les *Taxodiées,* la plupart des *Araucariées,* presque toutes les *Cupressées.* Le phénomène est particulièrement bien marqué chez les Cupressées et dans le genre Pinus.

Nous allons maintenant caractériser les quatre genres mentionnés plus haut : *Callitris, Cupressus, Thuja, Juniperus* et signaler pour chacun les espèces les plus intéressantes.

Genre Callitris
(Pl. 23)

Les cônes sont ligneux et formés par 2 verticilles de 2 carpelles, mais si rapprochés que ces carpelles simulent un verticille unique de 4 pièces.

L'aire de dispersion du genre Callitris est très disjointe : Afrique du Nord, Australie.

Callitris quadrivalvis (*Thuja articulata*) (fig., pl. 23). — Il vit dans les montagnes de l'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie, Maroc), particulièrement dans l'Atlas. C'est un arbre atteignant 6 mètres et plus de hauteur, quelquefois 15 mètres avec 1 et 2 mètres de tour.

— La graine est munie de 2 ailes.

— Les feuilles sont très décurrentes, écailleuses ; elles forment des rangées longitudinales.

Cet arbre fournit la résine de sandaraque qui s'écoule spontanément du tronc ou après incision ; elle sert principalement à la fabrication des vernis. Les anciens Egyptiens l'employaient pour embaumer le corps des animaux morts. Le bois de Callitris — surtout celui de ses « loupes » — convient très bien à l'ébénisterie.

Les Arabes, pour agrandir leurs pâturages, ont coutume de brûler les parties superficielles du Callitris, et cela à des reprises répétées, il en résulte des loupes ou broussins souterrains parfois énormes : elles donnent un bois précieux par la vivacité de ses teintes, la beauté de son poli. Les Romains, déjà, attachaient à ces bois un prix considérable pour la confection des meubles de luxe.

Genre Thuya

Ici les cônes sont plus ou moins ligneux, plus ou moins allongés, formés par des écailles imbriquées au nombre de 6 à 8, c'est-à-dire qu'ils comprennent 3 ou 4 verticilles de 2 feuilles opposées.

Les inférieures ou les moyennes de ces écailles sont seules fertiles avec *un ou deux ovules* seulement (il y a plusieurs ovules dans le genre *Cupressus*).

— Les feuilles sont partout disposées sur deux rangs. Elles présentent le *type thuyoïde* (fig., pl. 18) qui se caractérise ainsi : ce sont des feuilles squamiformes, appliquées, imbriquées comme dans le type Cyprès, mais on rencontre alternativement un verticille de feuilles aplaties dans le plan de leur limbe et un verticille de feuilles pliées en deux, suivant la nervure médiane qui se trouve alors constituer la tranche du rameau aplati. Les ramuscules latéraux n'apparaissent jamais qu'à l'aisselle des feuilles pliées.

On rencontre le genre Thuya en Chine, au Japon, en Amérique.

Les 2 espèces les plus connues sont :

Le *Thuya occidentalis* (versant Atlantique des Etats-Unis) ;

Le *Thuya orientalis ou Biota* (Chine et Japon).

Nous les étudierons successivement avec quelque détail.

Thuya occidentalis. — Cet arbre a été introduit de bonne heure en Europe. Il aurait été planté à Fontainebleau sous François I^er^. On lui donna le nom d' « Arbre de vie » ou *Arbor vitae,* qui fait allusion à la pérennité des feuilles. Les ramifications sont disposées en plages plus ou moins horizontales. La forme du cône est particulière et le distingue bien du *Thuya orientalis* (fig., pl. 23). La graine est munie de 2 ailes (fig., pl. 23).

Thuya orientalis ou Biota. — Dans cette espèce, les ramifications donnent des rameaux étalés et ramifiés dans un *plan plus ou moins vertical.* Le cône a des écailles très cornues et les graines ne sont pas ailées (fig., pl. 23).

Cet arbre fut introduit en France plus tardivement que le *Thuya occidentalis,* soit en 1752, et répandu depuis dans toute la France. Il est très rustique et préfère les sols chauds et secs.

Dimorphisme foliaire. — Les feuilles juvéniles sont du type éricoïde, c'est-à-dire qu'elles sont relativement longues, aciculaires et

décurrentes. Ce type éricoïde persiste souvent la deuxième année sur l'axe principal, mais sur les ramifications apparaissent, dès la première année, des feuilles de plus en plus courtes et passant graduellement au type adulte (type thuyoïde). Vers 3 ou 4 ans, le type définitif est complètement réalisé.

Ces formes juvéniles peuvent quelquefois réapparaître plus tard à la base d'une ramification nouvelle ; les ramifications qui font suite ont des feuilles normales.

Genre Cupressus
(Fig., pl. 23)

Les cônes sont ligneux, généralement sphériques, formés d'écailles au nombre de 4 ou plus. Elles sont d'abord rapprochées les unes des autres, puis elles se séparent à maturité. Il y a plusieurs ovules sur chaque carpelle (pl. 20 et pl. 23).

— Les feuilles sont squamiformes, opposées, décussées, comme chez le Thuya, mais répondant cependant à un type différent dit « cupressoïde » que l'on oppose au type « thuyoïde » : pas d'aplatissement des rameaux qui restent arrondis, donc pas de feuilles plissées (fig., pl. 18).

Il faut cependant savoir que quelques Cyprès répondent au type thuyoïde, tel le Cyprès de Lawson.

Les Cyprès sont indigènes de la région méditerranéenne, de l'Asie moyenne et de l'Amérique du Nord.

Citons parmi les espèces de Cyprès :

Cupressus sempervirens. — Il offre une variété dite *Cupressus fastigiata.* Il est indigène de la Perse, de la Grèce, de la Turquie, de l'Italie, de l'Asie-Mineure. En Provence, on le plante en rideaux contre le vent. Il donne aux paysages de la région méditerranéenne un caractère tout spécial. Ce Cyprès peut vivre plus de 2.000 ans.

Cupressus funebris. — On l'appelle encore *Cupressus pendula.* Ses rameaux sont pendants ; on le plante souvent dans les cimetières. Il est originaire de la Chine. Des idées funèbres ont été attachées depuis longtemps aux Cyprès par les Grecs et les Romains.

Cupressus Lawsoniana. — C'est le Cyprès de Lawson. Cet arbre a une forme pyramidale ; les branches sont d'abord dressées, puis horizontales, puis pendantes ; elles persistent ordinairement jusqu'à terre. Les rameaux et les ramilles sont comprimées ; donc les feuilles sont du type thuyoïde. Ce Cyprès est originaire des montagnes de Californie ; il est souvent planté en France ; très rustique.

Cupressus Lambertiana, syn. *C. macrocarpa.* — C'est le Cyprès de Lambert. Arbre magnifique dont le tronc est garni, dès la base, de longues branches ; l'ensemble prend l'aspect d'une masse de verdure

sombre dépassant 25 à 30 m. de diamètre ; les strobiles sont les plus gros du genre : 30 à 40 mm. de longueur, un peu ovoïdes. Cet arbre a été découvert par Lambert en Californie (1848). Il est assez rustique sous le climat parisien, rustique dans le midi de la France. Il est très décoratif dans de grandes pelouses, etc...

Le bois de ces différentes espèces de Cyprès a été souvent appelé « bois de Cèdre ».

Genre Juniperus
(Fig., pl. 24)

Les cônes mûrs sont bacciformes ou bien même drupacés. Ils sont formés par 1 à 4 verticilles de carpelles dont un seul verticille est fertile. En général, les carpelles se soudent finalement.

— Les graines sont anguleuses, à tégument osseux.

— Il existe environ 30 espèces répandues dans l'Hémisphère Nord.

On a fait 2 sections dans les Juniperus :

Dans un premier cas, les feuilles sont libres, en aiguilles, plus ou moins disposées en faux verticilles : c'est le *type juniperoïde* ou mieux *oxycédroïde* (fig., pl. 18 et pl. 24).

Dans un deuxième cas, les feuilles sont imbriquées comme dans le Thuya et le Cyprès : c'est le *type cupressoïde* (fig., pl. 18).

1re Section : *Type juniperoïde ou mieux oxycédroïde :* feuilles libres, en aiguilles (fig., pl. 18 et 24).

Juniperus communis (pl. 24). — Les cônes forment des baies bleuâtres. Cet arbre croît dans les régions calcaires de l'Europe centrale. Il se retrouve dans l'Amérique du Nord avec une forme d'ailleurs un peu différente. C'est la *seule espèce de Gymnospermes commune aux deux continents.*

Juniperus oxycedrus. — Les cônes forment de fausses baies rouges et plus grosses que celles du *Juniperus communis.* On trouve cet arbre dans tout le domaine méditerranéen. Les feuilles forment un verticille de 3 pièces comme celles du *Juniperus communis,* mais elles s'en distinguent par 2 bandes blanches à la face inférieure. Cet arbre fournit l'huile de Cade, très utilisée en médecine vétérinaire comme parasiticide.

Juniperus virginiana. — On l'appelle vulgairement « Cèdre rouge » ou encore « Cèdre à crayons ». Le bois a une odeur caractéristique et sert à fabriquer les crayons. C'est une espèce américaine (originaire des Etats-Unis) ; son bois est très importé en Europe pour la fabrication des crayons.

Juniperus drupacea. — Cet arbre est remarquable au point de vue

botanique par son fruit qui est très gros : ce sont des baies de 20 à 25 millimètres de diamètre, brunâtres mais glaucescentes.

La partie interne du carpelle se lignifie et le fruit devient une fausse drupe (fig., pl. 24).

Cet arbre croît en Asie-Mineure et en Grèce.

2e Section : *Type cupressoïde :* feuilles imbriquées.

Juniperus sabina. — Cet arbre croît dans les Alpes et dans les Pyrénées. Ses fruits sont petits, bleuâtres (4 à 5 millimètres de diamètre).

Ce Juniperus est l'hôte intermédiaire de la rouille grillagée du Poirier (*Rostella cancellata*) ; le champignon forme sur le tronc du Juniperus (fig., pl. 24) des coussinets gélatineux portant les téleutospores. On l'a appelé *Gymnosporangium Sabinae,* mais c'est un seul et même champignon avec *Rostella cancellata,* qui en est la forme à écidies vivant sur le Poirier (les écidies s'ouvrent à leur sommet par une sorte de grillage, d'où le nom), tandis que *Gymnosporangium Sabinae* en est la forme à téleutospores vivant sur le Genévrier. D'ailleurs la plupart des Juniperus peuvent porter la forme à téleutospores de l'Urédinée qui attaque les Pomacées et qui forment sur celles-ci ses œcidies et ses spermogonies (respectivement sur la face inférieure et sur la face supérieure des feuilles).

Juniperus phœnicea. — On trouve cet arbre dans tout le domaine méditerranéen. Il porte de gros fruits (13 millimètres de diamètre) qui sont d'abord bruns puis rouges.

Notons que beaucoup de bois de Cupressées diverses (*Callitris, Thuya, Juniperus*) ont porté et portent encore le nom de « bois de Cèdre » dans le langage ordinaire.

Les anciens englobaient les résineux, en général sous le nom de « bois de Cèdre ».

b) TAXACÉES
(Fig., pl. 25)

Cette famille est caractérisée par le petit nombre d'ovules (1, 2, rarement 3 ou 4) présents dans chaque fleur femelle. Ces ovules sont complètement nus ou rarement protégés par un carpelle plus ou moins rudimentaire. *Il n'y a donc jamais formation de cônes* et, à ce point de vue, certains auteurs, comme Linné, ont attribué aux Taxacées la valeur d'un groupe autonome d'un rang hiérarchique égal à celui des Cycadales et des Gnétales. En réalité, cette séparation radicale ne doit pas être maintenue et il y a lieu de faire des Taxacées une simple famille des Cônifèrales.

Les graines des Taxacées sont presque toujours pourvues d'une arille. Les Taxacées sont toujours des arbres à feuilles persistantes.

Les Taxacées elles-mêmes peuvent se diviser en 2 sous-familles suivant que :

a) *l'ovule est droit : Taxacées rectiovulées ou Taxées ;*

b) *l'ovule est inverse : Taxacées invertiovulées ou Podocarpées.*

a) Taxacées rectiovulées ou Taxées

Le genre le plus important de cette sous-famille est le genre Taxus ou If.

Genre Taxus

Taxus baccata. — C'est l'If commun. Cet arbre existe dans les forêts de l'Europe moyenne et méridionale ; il est répandu aussi en Algérie, en Asie-Mineure, au Caucase, dans l'Himalaya et il existe en Sibérie dans les territoires de l'Amour. Dans l'Amérique du Nord, il est remplacé par une espèce très voisine, le *Taxus canadensis,* que Michaux confondait d'ailleurs avec lui sous le nom de *Taxus baccata* variété *minor.* Cependant, ces deux plantes ne sont pas semblables ; elles ont évolué différemment à partir de la séparation des 2 continents au Nummulitique (Tertiaire), dans des conditions écologiques dissemblables. L'If du Canada est un petit arbrisseau couché habitant les bois humides et ombreux, l'If commun est plutôt un arbre qui se plaît sur les montagnes calcaires.

Malgré son absence de l'Hémisphère occidental (Amérique), le *Taxus baccata* présente une aire géographique considérable, mais nulle part il ne forme de massifs purs de quelque importance ; il ne se montre qu'à l'état disséminé, comme ce serait le cas d'une espèce en voie de disparition, ce qui s'explique très bien quand on considère à quel point ce végétal est défavorisé par la gymnospermie vraie.

On peut invoquer encore une cause plus immédiate à sa raréfaction, du moins en ce qui concerne l'Europe : il était autrefois fort répandu dans nos forêts mais il n'existe plus qu'à l'état sporadique dans certaines montagnes de l'Europe (Allemagne centrale, Jura, Alpes, Cévennes, Pyrénées) ; on a incriminé l'usage excessif qu'on en a fait au Moyen-Age, et avant, pour la confection des armes.

Le *Taxus baccata* est un arbre à croissance fort lente qui atteint un âge très avancé (1.500 ans et même plus), c'est l'arbre européen susceptible de vivre le plus longtemps. Par suite de la lenteur de sa croissance, le bois est excessivement dur, et capable d'acquérir un beau poli et de servir aux travaux de ciselure. Actuellement, il est souvent cultivé et a fourni de nombreuses variétés horticoles.

La fleur femelle est formée d'un *ovule unique* entouré d'une *arille,*

largement ouverte en coupe et colorée en rouge vif (pl. 23) ; cette arille est charnue et sert à la dissémination des graines par les oiseaux.

Les étamines du genre Taxus sont peltées et ont de 6 à 8 sacs polliniques (cf. fleur et infl. mâles, pl. 25).

La ramification fertile ovulifère constitue un court rameau qui se développe à l'aisselle d'une feuille normale (fig. I-III, pl. 25).

Considérons la coupe longitudinale fortement grossie de ce petit rameau fertile ou rameau secondaire : nous voyons que la ramification ovulifère a rejeté de côté l'extrémité du rameau secondaire (fig. I, pl. 25). Le carpelle est représenté seulement par des faisceaux plus ou moins rudimentaires, ou même par le tissu sur lequel repose l'ovule.

La fleur mâle (fig., pl. 25) prend naissance sur un court rameau et chaque étamine comprend un pédicelle et une écaille (écusson) à la face inférieure de laquelle pendent des sacs polliniques.

Genre Torreya
(Pl. 25)

Il ressemble beaucoup extérieurement au genre Taxus mais en diffère par ce que la fleur femelle comprend 2 ovules, et que l'arille, au lieu d'être ouverte en coupe, forme une enveloppe fermée à la graine. Ces arilles sont charnues et ont de nombreuses poches sécrétrices renfermant de l'huile à odeur souvent très forte.

Ces arbres sont indigènes des bords du Pacifique (Japon et Californie).

Torreya myristica. — C'est une espèce indigène de la Californie. Les baies ont une odeur très désagréable, ce qui lui vaut le nom d'If puant ; on l'appelle aussi noix muscade de Californie pour rappeler l'analogie de ce fruit avec la noix muscade vraie (graine de *Myristica fragrans*). Les graines de *Torreya myristica* sont aussi entourées d'une arille aromatique.

Torreya nucifera. — Cette espèce est indigène des montagnes du Japon. L'arille est de couleur brun verdâtre et également remplie de poches à huile essentielle.

Parmi les autres espèces de Torreya, on peut encore citer le *Torreya taxifolia.*

Genre Cephalotaxus

Ce genre est indigène de l'Asie orientale (Chine, Japon). Les Cephalotaxus ont le port et le feuillage des Ifs mais leur structure florale est semblable à celle des Torreya (fleur femelle à 2 ovules). Ils se distinguent de ces 2 genres par l'*absence complète d'arille.* En outre, tandis que la portion interne du tégument devient dure et forme une sorte de noyau, la partie externe acquiert une consistance charnue, de telle sorte que la *graine simule une drupe.* C'est une *fausse drupe.*

Le genre Cephalotaxus comprend 3 espèces : le *Cephalotaxus drupacea* de la Chine et du Japon et 2 autres espèces localisées aux mêmes régions, dont le *Cephalotaxus Fortunei.*

Ces arbrisseaux ou arbres sont très rustiques sous notre climat et fréquemment plantés pour la décoration des parcs et des jardins.

Genre Phyllocladus

(Fig., pl. 26)

Ce qui caractérise d'abord ce genre, c'est la présence de *cladodes.* En effet, les rameaux principaux ou rameaux longs portent des petites feuilles bractéales à l'aisselle desquelles partent des rameaux courts portant des feuilles soudées entre elles et avec le rameau. Ce sont les *cladodes* qui forment des lames vertes assurant la fonction assimilatrice.

D'autres rameaux courts sont ovulifères. Vers leur extrémité s'insèrent en spirale des bractées qui sont des carpelles car de chacune dépend morphologiquement un ovule. L'ensemble de ces carpelles ovulifères constitue une fleur femelle. La présence de carpelles développés constitue un caractère qui différencie encore les Phyllocladus et les fait quelquefois ranger dans les Podocarpées. C'est grâce au fait de leur *ovule dressé* qu'on les maintient parmi les Taxées.

Le genre Phyllocladus comprend 3 espèces vivant en Australie, Nouvelle-Zélande et Bornéo, parmi lesquelles il faut citer le *Phyllocladus trichomanoides* de la Nouvelle-Zélande qui est un bel arbre de 25 mètres de haut.

b) Taxacées invertiovulées ou Podocarpées

Ce qui caractérise cette sous-famille, c'est que l'*ovule* y est *anatrope,* c'est-à-dire que le micropyle est rapproché du hile, cas unique chez les Conifères.

Genre Podocarpus

(Fig., pl. 26)

Ce sont des Conifères à feuilles assez larges et lancéolées ; les nervures sont parallèles et plus ou moins nombreuses.

Les carpelles sont généralement libres et isolés sur un réceptacle qui devient charnu à maturité ; ils portent un *ovule anatrope* qui est parfois presque terminal, mais plus souvent inséré latéralement sur le carpelle avec lequel il est plus ou moins concrescent. Ce carpelle produira une arille charnue ; ici ce n'est donc plus le tégument de l'ovule qui donne l'arille, comme cela a lieu chez les Taxées, mais bien le carpelle. Le tégument de l'ovule se lignifiant, il en résultera l'aspect d'une drupe (fausse drupe).

Le genre Podocarpus est le plus répandu et le plus ancien des Taxacées invertiovulées. On le trouve surtout dans l'Hémisphère Sud : Andes méridionales, Chili et Patagonie, Australie, forêts de l'Afrique du Sud. Dans l'Hémisphère Nord, on le rencontre dans l'Asie orientale et notamment au Japon.

Le genre Podocarpus comprend 60 espèces, parmi lesquelles nous citerons :

Le *Podocarpus totara,* espèce australienne ;

Le *Podocarpus Nageia,* espèce japonaise.

Chez le *Podocarpus totara,* on observe à l'aisselle de certaines feuilles une masse sphérique et sur cette masse, 2 autres masses sphériques (fig., pl. 26). La masse inférieure renflée est le réceptacle devenu charnu ; les deux autres masses sphériques correspondent à 2 fleurs qui deviendront 2 fruits.

Podocarpus macrophylla. — Cette espèce vit en Chine et au Japon.

Le genre Podocarpus tient la même importante place parmi les Conifères de l'Hémisphère Sud que le genre *Pinus* parmi les Conifères de l'Hémisphère Nord.

Le genre Podocarpus est aussi le seul parmi les Podocarpées qui soit représenté jusque dans l'Hémisphère Nord, s'étendant jusque dans le Japon et les Indes orientales.

Les *Podocarpus* forment sur leurs racines de petits renflements ou nodosités dans lesquelles vit un champignon filamenteux. D'après Nobbe et Hiltner, le *Podocarpus* peut se développer très bien sur du sable quartzeux totalement dépourvu de combinaisons azotées ; il semble donc qu'il se produise dans ce cas une assimilation de l'azote atmosphérique à l'aide du champignon. On sait qu'une telle association d'un champignon avec les racines de plantes vertes porte le nom de *mycorhize.*

Genre Dacrydium
(Fig., pl. 26)

Dans ce genre, la fleur femelle est réduite à un seul ovule à anatropie peu marquée, autour duquel est une arille qui reste toujours *largement ouverte.* L'étamine n'a que 2 sacs polliniques et est surmontée d'une languette. Les Dacrydium sont de grands arbres du domaine Indo-Malais, Nouvelle-Zélande, Tasmanie.

Si nous comparons les deux genres Podocarpus et Dacrydium, nous apercevons les différences suivantes :

— Chez les Podocarpus, le connectif de l'étamine ne se prolonge pas en languette au delà des loges comme cela a lieu chez les Dacrydium (fig., pl. 26).

— La position de la fleur femelle est axillaire chez les Podocarpus et terminale chez les Dacrydium.

— L'ovule est beaucoup plus anatrope chez les Podocarpus que chez les Dacrydium.

— L'arille enveloppe complètement le fruit chez les Podocarpus et le laisse à découvert chez les Dacrydium.

— Le pédoncule devient charnu à maturation chez les Podocarpus, tandis que chez les Dacrydium, il reste rudimentaire et non charnu.

Il existe encore chez les Taxacées invertiovulées les 2 genres suivants :

Le genre *Saxegothaea,* dédié au prince Albert de Saxe Gotha, époux de la Reine Victoria. Ce genre comprend une seule espèce croissant dans les Andes du Chili.

Le genre *Microcachrys,* qui comporte une seule espèce croissant dans les montagnes de la Tasmanie.

Paléobotanique des Taxacées

On n'a pas reconnu de Taxacées dans les terrains plus anciens que le Crétacé. Elles paraissent constituer une famille relativement moderne parmi les Gymnospermes ; elles sont certainement plus jeunes que les Abiétées et surtout que les Araucariées.

Les *Ifs* et les *Cephalotaxus* ont été trouvés déjà tout au début du Crétacé et même au sommet du Jurassique. Les *Podocarpus* sont plus récents et apparaissent au Tertiaire.

Géobotanique des Taxacées

Les deux tribus formant les Taxacées sont en contraste dans leur distribution actuelle : les Podocarpées appartiennent presque exclusivement à l'Hémisphère Sud, tandis que les Taxées appartiennent presque exclusivement à l'Hémisphère Nord.

Ces faits associent géographiquement les Podocarpées avec les Araucariées, d'une part, et les Taxées avec les autres Pinacées, d'autre part.

Parmi les *Podocarpées,* le genre *Podocarpus* est le seul qui dépasse un hémisphère par son extension au Japon et dans les Indes orientales.

Les genres *Dacrydium* et *Phyllocladus* appartiennent à l'Australasie et bien que les *Saxegothaea* croissent dans les Andes méridionales, l'ensemble de la tribu est nettement australienne.

Dans les *Taxées,* le genre *Taxus* est le seul ayant une grande extension dans l'Hémisphère Nord, s'étendant vers le Sud dans l'Asie tropicale et les montagnes de Mexico.

Les autres genres sont beaucoup moins répandus : le *Cephalotaxus* existe seulement en Asie orientale et le *Torreya* se trouve représenté par 4 espèces rares en Floride, Californie, Japon et Chine.

En somme, les Taxées sont manifestement des plantes de l'Hémisphère septentrional, à aire très disjointe sauf pour un seul genre qui

est endémique, le *Cephalotaxus*, dont les 6 espèces sont confinées à l'Asie orientale.

Distribution géographique actuelle des Coniférales (1)

Cette classe comprend 350 espèces seulement, dont 20 Abies et 70 Pinus.

C'est un nombre relativement faible, mais beaucoup d'espèces sont *sociales* et la plupart sont de grands arbres. Pour ces deux raisons, les Conifères contribuent puissamment au caractère du paysage. Ils sont particulièrement développés dans l'*Hémisphère boréal*, y forment une ceinture continue, dépassant en certains points le cercle polaire.

Leurs *limites méridionales*, dans l'Hémisphère boréal, sont déterminées en partie par les régions désertiques de l'Asie centrale et de l'Amérique du Nord, et chez celle-ci, avant d'atteindre cette région, par la formation qu'on appelle la *prairie ;* mais, grâce aux montagnes qui couvrent une partie de ces continents, les Conifères s'étendent beaucoup plus loin vers le Sud.

Ils occupent le *bassin méditerranéen* et se trouvent encore en petit nombre jusque sur les hauteurs de l'Atlas (Cèdres), de l'Abyssinie (Juniperus) et du pays des Somalis. En somme, les *Conifères* sont *fort rares en Afrique.*

En Amérique, ils atteignent, vers le Sud de l'Hémisphère Nord, le 34° parallèle sur les montagnes de Californie (Sequoia).

En Asie, les Conifères s'étendent de la Chine et du Japon aux Philippines et, par là, à l'Archipel de la Sonde.

On peut, en outre, dessiner sur la carte un vaste îlot d'endémiques comprenant la partie orientale de la Chine, Formose et le Japon. Là se trouve la patrie des *Sciadopitys, Cryptomeria, Cunninghamia, Pseudolarix*, etc., etc., ainsi que du *Ginkgo* (distrait maintenant des Conifères).

Peu abondants dans l'*Hémisphère austral*, les Conifères sont pourtant assez nombreux en certains points de l'*Australie* (Dammara, Araucaria), de l'*Archipel Malais* (Araucaria) et jusqu'à la *Nouvelle-Zélande.*

En *Afrique*, on en trouve un petit nombre à Madagascar et au Cap (Podocarpus et Callitris).

En *Amérique*, ils atteignent un développement important le long de la chaîne des Andes, surtout au sud de l'Equateur ; quelques espèces seulement habitent vers le sud-est du continent américain, les plateaux du Brésil. Ce sont surtout des Araucarias.

En somme, les Conifères occupent très peu de place dans les flores tropicales et manquent complètement dans les steppes et déserts.

---

(1) D'après Flahault.

En leur qualité d'espèces ligneuses, ils habitent naturellement les régions dont le climat favorise le développement de la végétation ligneuse et où les pluies sont abondantes.

Dans l'*Hémisphère Nord,* le nombre des espèces est faible mais celui des individus est énorme. C'est autour du Pacifique, à l'Ouest de l'Amérique, à l'Est de l'Asie et de l'Australie qu'on observe la plus grande variété de formes.

Les Abiétées n'existent que dans l'Hémisphère Nord.

Les Araucariées n'existent que dans l'Hémisphère Sud.

Les Taxodiées, Cupressées et Taxacées occupent très inégalement les deux Hémisphères.

L'origine probable des Conifères de l'Hémisphère boréal extra-tropicale doit être recherchée dans l'abondance de ces végétaux sur toute la calotte polaire pendant les temps géologiques, du Crétacé jusqu'à la fin du Tertiaire.

L'Hémisphère Nord possède aujourd'hui, comme dans le passé, la majorité des Conifères. Bien que ces végétaux s'avancent vers le Nord jusqu'aux limites extrêmes de la végétation, qu'ils déterminent d'ailleurs, ils se rapprochaient beaucoup plus encore du pôle dans les temps géologiques écoulés.

De la période jurassique à la fin de la période tertiaire, la région polaire boréale a nourri un grand nombre de ces végétaux, qui sont d'autant plus voisins des espèces actuelles qu'on se rapproche davantage de notre époque. Il y a même identité pour un certain nombre d'entre elles.

Le *Larix dahurica* Turcz., le plus septentrional des arbres actuels, s'avance jusqu'au 70° parallèle, et même, en un point, jusqu'à 72°50 de latitude Nord ; mais on trouve des *Taxodium,* des *Pinus* et des *Picea* fossiles dans les dépôts relativement récents du Miocène, jusqu'à la terre de Grinnell, par 81°46' de latitude Nord.

Les données paléobotaniques semblent établir que tous les Conifères qui vivent aujourd'hui dans l'Hémisphère Nord ont eu pour berceau les terres circumpolaires ou, du moins, l'Hémisphère boréal circumpolaire, le *continent paléoarctique.*

Quelques grands faits de géobotanique expliqués à propos des Gymnospermes

(Pl., carte 27)

Comment les séparations des continents pendant les temps géologiques ont pu amener des divergences dans l'évolution respective de leurs flores jusque-là homogène.

Exemples tirés de :

1° *Flores différentes de Conifères sur les deux versants Atlantique et Pacifique de l'Amérique du Nord ;*

2° *Différences entre les flores actuelles de l'Amérique du Nord et de l'Europe* (*Conifères et autres plantes*).

Nous allons examiner comment se produit la différenciation des flores d'un même groupe de plantes (Gymnospermes) par suite d'un isolement paléogéographique dans une région d'abord continue.

On trouve un exemple frappant de cette différenciation en observant ce qui s'est passé dans l'Amérique du Nord au cours des temps géologiques (1).

A la fin du Crétacé, les Cycadinées et les Abiétinées forment une forêt uniforme sur tout le continent que constitue l'Amérique du Nord. Alors, une mer intérieure envahit la région centrale, depuis l'Alaska jusqu'à la Floride, et la sépare en 2 portions longitudinales formant 2 continents distincts parallèles : un continent oriental et un continent occidental.

A partir de ce moment, il y aura différenciation des types de Gymnospermes orientaux et occidentaux et invasion plus ou moins subite des *Angiospermes.*

Cette différenciation est déjà avancée à l'*époque tertiaire ;* alors cette méditerranée américaine disparaît, tandis que sur son fond desséché s'établit cette remarquable formation écologique : la *Prairie,* qui continuera à servir de barrière efficace entre les deux groupes d'espèces de Gymnospermes.

Résultat actuel : Chacun des groupes a évolué séparément et de façon différente, si bien que chaque espèce orientale a son espèce parallèle occidentale.

Pacifique	*Atlantique*
Pinus monticola	Pinus strobus.
Pinus Murrayana	Pinus Banksiana.
Abies lasiocarpa	Abies balsamea.
Larix Lyallii	Larix laricina.
etc.	etc...

On ne peut savoir si cette évolution séparée est arrêtée ou non, mais il paraît probable que la marche en avant des Gymnospermes soit maintenant tenue en échec par la marée montante des Angiospermes.

— Un autre grand événement de l'histoire géologique de l'Amérique va s'accomplir durant le Tertiaire et devenir encore un puissant facteur d'isolement. C'est la disparition durant la *période nummulitique* du pont Nord-Atlantique qui, baigné au Sud par la mystérieuse Téthys, unissait depuis le Cambrien, mais avec des vicissitudes diverses, l'Amérique et l'Europe.

---

(1) D'après le Fr. Marie-Victorin, Université de Montréal.

Le continent Nord-Atlantique devient le continent Nord-Américain ; un bras de mer le sépare de l'Angleterre et de l'Europe.

La disparition de ce pont dut être graduelle, mais lorsqu'elle devint complète (au Pliocène et au Quaternaire), que les courants d'eau froide affluèrent vers le Sud, que le secours des vents et des insectes manqua aux phénomènes de pollinisation, lorsqu'enfin les conditions de milieu devinrent de plus en plus différentes d'un côté à l'autre de l'Atlantique, les mêmes processus qui amenèrent la différenciation des Gymnospermes américains au Crétacé, entrèrent en jeu pour faire diverger de plus en plus les flores américaines et européennes jusque-là demeurées relativement semblables à la faveur de la continuité des terres et du climat.

Ainsi nous voyons s'éteindre en Europe quelques-uns des arbres les plus remarquables de l'Amérique d'aujourd'hui :

Le *Tsuga canadensis*, le *Liriodendron tulipifera*, l'*Hicoria alba*, le *Fraxinus americana*, le *Sequoia sempervirens*, le *Taxodium distichum*, le *Pinus strobus*, le *Picea rubra*, le *Juglans cinerea*, le *Juglans nigra*, le *Betula lenta*, le *Morus rubra*, le *Celtis occidentalis*, le *Magnolia acuminata*, le *Magnolia grandiflora*, le *Sassafras officinalis*, le *Robinia pseudoacacia*, le *Liquidambar styracifolia*, les *Vaccinium stamineum* et *corymbosum*, etc...

Sans doute ces espèces s'éteignirent-elles par manque de plasticité, de faculté d'adaptation aux nouvelles conditions écologiques.

La plupart des genres continuèrent cependant à vivre sur les deux continents, mais leurs espèces, graduellement modifiées par l'isolement, finirent par diverger à ce point que, si la plupart des *genres* d'arbres de la flore du Nord-Est de l'Amérique vivent en Europe occidentale, les deux régions — le fait est capital — n'ont *aucune espèce* en commun, sauf peut-être le *Juniperus communis* qui d'ailleurs affecte en Amérique un port déprimé très différent de celui de la forme ordinaire européenne.

Malgré ces différences spécifiques, il est facile cependant de reconnaître les affinités et d'établir d'un côté à l'autre de l'Atlantique, entre les Chênes, les Hêtres, les Bouleaux, les Pins, les Ostrya, un parallélisme analogue à celui que nous avons rapporté entre les Gymnospermes de l'Est et de l'Ouest de l'Amérique du Nord :

Amérique	*Europe*
Ostrya virginica	Ostrya carpinifolia.
Ulmus fulva	Ulmus campestris.
Ulmus americana	Ulmus pedunculata.
Pinus strobus	Pinus peuce (Balkans).
Pinus Banksiana	Pinus sylvestris.
Etc...	Etc...

Paléobotanique des Conifères

I. — Pinacées

Des fossiles ressemblant aux Conifères ont été décrits dans le *Permien* (*Voltzia* qu'on rattache généralement au Araucariées).

Mais ce n'est qu'au *Crétacé inférieur* que des cônes incontestables de Pinacées sont rencontrés. On y trouve de nombreux cônes attribuables aux genres actuellement vivants suivants : *Pinus, Cedrus, Abies, Tsuga* et autres.

Dans le Tertiaire, les Conifères augmentent en importance et quelques genres actuellement vivants qui sont maintenant d'une distribution géographique très localisée, comme *Sequoia* ou *Taxodium,* avaient alors, comme l'attestent les restes fossiles, une aire de répartition très vaste. Le *Cryptomeria japonica,* le *Taxodium distichum,* les *Sequoia gigantea* et *sempervirens,* le *Pinus strobus,* etc..., qui sont localisés aujourd'hui dans l'Asie orientale et l'Amérique du Nord, vivaient alors en Europe.

Scott conclut que l'étude des Conifères fossiles n'est pas encore assez avancée pour que l'on puisse décider quelle famille est la plus ancienne, ou avoir une idée claire de leur évolution.

Il semble bien, toutefois, que les Araucariées aient la plus longue histoire paléobotanique.

D'autre part, les Araucariées présentent d'étroits rapports avec les *Cordaïtées,* rapports dans la structure du bois, souvent difficile à distinguer dans les deux familles. Le caractère essentiel est que la masse du bois est composee de trachéides avec des ponctuations aréolées *multisériées* sur les parois radiales. Il existe aussi des rapports dans les feuilles qui ont, dans les deux groupes, de nombreuses nervures parallèles.

Dans les deux cas, les cotylédons contiennent plusieurs faisceaux (nervures), ce qui indique que le caractère multinervié est primitif.

Les organes reproducteurs présentent aussi des points communs, notamment la multiplicité des sacs polliniques. Les nombreux noyaux du tube pollinique des Araucariées actuelles présentent une analogie manifeste avec les grains de pollen multicellulaires des Cordaïtées et des Ptéridospermées.

Toutes ces raisons font préférer l'hypothèse de Scott qui fait dériver les Araucariées (et par suite les Conifères) des Cordaïtées à celle de Seward qui les fait descendre des Lycopodinées par l'intermédiaire, notamment, du *Lepidocarpon.*

Par les Cordaïtées, les Conifères se relieraient aux Ptéridospermées

(et par là au phylum dit des *Ptéropsidées* qui comprend les Fougères et autres groupes à caractères filicéens, mais les analogies avec les Fougères ont complètement disparu.

Cette manière de voir implique la conclusion que l'aspect microphyllique qui caractérise tant de Conifères est le résultat de la réduction de la feuille, en corrélation avec la ramification plus grande de la tige, et exprime aussi une adaptation meilleure aux conditions de la vie en pays sec.

La conclusion générale concernant l'ancienneté des Pinacées (dépouillée de toute prétention phylogénétique) est que les Abiétées et les Araucariées sont de beaucoup les plus anciennes : ces deux sous-familles étant certainement représentées durant le Secondaire et probablement dans le Permien, sans qu'aucune certitude permette d'affirmer laquelle des deux tribus est la plus ancienne.

Les Taxodiées et les Cupressées ne sont probablement pas antérieures au Crétacé et ne sont reconnues avec évidence qu'au Tertiaire.

II. — Taxacées

Cette famille est moins ancienne que les Pinacées. Elle ne se dessine guère qu'à l'Infracrétacé pour devenir plus diversement représentée dans le Tertiaire. Nous avons dit quelques mots à ce sujet en achevant l'étude des Taxacées.

Rôle des Conifères fossiles en stratigraphie

Une étude approfondie a appris qu'il y avait des *genres* et même des *espèces* caractéristiques de terrains donnés et souvent les moindres variations d'un type de plantes peuvent constituer l'indication de différences d'étages.

C'est ainsi que :

Podocarpus caractérise Miocène et Pliocène ;

Araucaria caractérise Jurassique supérieur et Crétacé ;

Sequoia caractérise Crétacé et Pliocène.

Mais le cas le plus curieux est celui du genre *Pinus* qui donnerait des espèces caractéristiques des différents niveaux :

Pliocène	*Pinus pumilio.*
Miocène	*Pinus resinosa.*
Eocène	*Pinus polaris.*
Crétacé supérieur	*Pinus Andrei.*
Crétacé inférieur	*Pinus undulatum.*
Jurassique supérieur	*Pinus Nordenskioldi.*
Jurassique inférieur	*Pinus prodromus.*
Lias	*Pinus Willsonia.*

On peut dire que ces Pins fossiles ont pour la distinction des étages de terrains une valeur similaire à celle des Ammonites (*in* Cours Blaringhem sur les *Gymnospermes,* Guillon, Paris).

B. — CORDAITACEES OU CORDAITALES

(Pl. 28 et 29)

Généralités. — Distribution paléontologique. — Les Artisia

Cette classe, reconnue d'abord par Grand'Eury (1877) et Renault (1879), comprend une seule famille : les Cordaïtacées. Cette famille a pour type le genre *Cordaites.* Ce sont des plantes exclusivement fossiles. On a dit quelquefois qu'elles étaient apparues dès le Dévonien ; en réalité, il n'y a pas de preuves de cette assertion. On ne sait pas grand'chose non plus sur elles dans le Carbonifère inférieur (Culm) mais, par contre, elles sont essentiellement un groupe du *Carbonifère moyen* et *supérieur* et du *Permien.* On considère généralement qu'elles s'éteignent au *Permien,* mais ces végétaux semblent cependant avoir vécu au Trias, tout le Jurassique et même jusqu'au Crétacé moyen. Zeiller écrit, en 1915, que les Cordaïtes, d'après les travaux de *Lignier,* ne sont pas exclusives de la flore paléozoïque, mais ont été retrouvées encore dans des gisements *liasiques* (infrajurassique) de l'Ouest de la France à l'état de moulage de la moelle intérieure du tronc. Cette moelle se subdivise en étages placés les uns au-dessus des autres. On désigne ces moulages sous le nom d'*Artisia* (fig., pl. 28).

Les Cordaïtes ont joué un rôle prépondérant dans la formation de la houille dans le Stéphanien moyen (Carbonifère supérieur). Le charbon des couches inférieures de Saint-Etienne est composé presque exclusivement de débris de Cordaïtes, notamment *Cordaites lingulatus* qui y est extrêmement fréquent.

Ces végétaux sont parmi les mieux connus des plantes fossiles et ce sont deux savants français, Renault et Grand'Eury, qui ont édifié la plus grande part de nos connaissances.

Appareil végétatif. — Morphologie

Les Cordaïtes sont de grands arbres, atteignant 30 à 40 mètres de hauteur. Le tronc est très élancé ; il se ramifie seulement vers le haut et ne porte des feuilles que sur ces branches terminales où elles sont disposées en hélice formant bouquet aux extrémités des rameaux.

Les feuilles (fig., pl. 28) sont simples, de forme très caractéristique : rubannées, très larges. Aussi les Cordaïtales rentrent-elles dans la catégorie des *Macrophyllinées* de Lignier. Ces feuilles mesuraient jusqu'à 1 mètre de long sur 15 à 20 centimètres de large. Leurs nervures sont parallèles, si bien qu'elles ressemblent à des feuilles de Mono-

cotylédones. Aussi avait-on classé ces arbres dans les Monocotylédones avant de connaître bien leur appareil fructifère.

Après leur chute, les feuilles laissaient sur les rameaux des cicatrices transversales à contour elliptique surbaissé ou arqué, marquées de plusieurs cicatrices punctiformes correspondant au passage des faisceaux libéro-ligneux (fig., pl. 28).

On peut comparer ces feuilles de Cordaïtes à celles de genres actuels de Gymnospermes : les *Dammara* ou *Agathis* (Araucariées) ou les *Podocarpus* (Taxées invertiovulées).

Les Cordaïtes étaient comme les *Lepidodendron* et les Sigillaires (Lycopodiacées arborescentes) organisées pour vivre dans les sols vaseux ou tourbeux.

Les grosses racines qui partaient du tronc, s'enfonçaient horizontalement dans la vase, formant une sorte de patte qui soutenait l'arbre. Ces racines étaient striées longitudinalement et très ramifiées ; il ne faut pas les confondre avec les racines dites *Stigmaria* (racines de Lepidodendron et de Sigillaire) que l'on trouve également en abondance dans la houille. La surface des Stigmarias est couverte de cicatrices circulaires disposées en hélice (fig., pl. 28).

Anatomie des Cordaïtales

L'axe de la tige et des rameaux est occupé par une large moelle, massive à l'état jeune, plus tard plus ou moins condensée en planchers transversaux ; leurs moules fossiles sont connus sous le nom d'Artisia (fig., pl. 28 et 29).

Le bois primaire est développé dans le sens centrifuge, comme celui des Conifères. Il est constitué aussi par des trachéides dont les parois radiales sont couvertes de ponctuations aréolées, il en est de même du bois secondaire qui peut être très important, les ponctuations peuvent être pluriséries sur les parois radiales des trachéides. Le bois secondaire est homogène, dans ce sens qu'on n'y trouve rien de comparable au bois de printemps et au bois d'automne comme cela a lieu dans les Conifères actuels.

La feuille est dépourvue de canaux sécréteurs ; il se différencie dans le péridesme de chaque méristèle une bande médiane de vaisseaux surnuméraires *centripètes* superposés au bois, d'où une ressemblance frappante avec les Cycadinées (fig., pl. 20). Le tissu de soutien est bien différencié du tissu assimilateur dans ces feuilles très grandes, pouvant atteindre 1 mètre de long.

La structure de la racine est connue, on a même pu établir l'existence de mycorhizes endotrophes dans ses tissus.

Appareil reproducteur des Cordaïtales

Les fleurs mâles sont constituées d'étamines groupées en capitules à l'intérieur d'un involucre écailleux (fig., pl. 29). elles s'éloignent donc de celles des Cycadales.

Ces sortes de capitules sont à leur tour réunis en longues inflorescences, épis ou châtons, fixées sur le tronc au niveau de la zone feuillue (fig. III et IV). Ces épis peuvent atteindre 30 centimètres de longueur.

Les fleurs femelles (fig. VI et VII), ont chacune un *ovule nu* orthotrope, comme chez les Taxées (parmi lesquelles on les range quelquefois). A l'aisselle d'une feuille s'échappe l'inflorescence. Chaque ovule est placé à l'aisselle d'une bractée. Le tout constitue un châton, c'est-à-dire un épi de fleurs femelles formées chacune par un ovule nu. L'épi est simple dans le genre *Cordaïtes*, tandis qu'il est composé d'épillets dans le genre *Dorycordaïtes* (fig., pl. 29). L'épi femelle de Cordaïte a même aspect général, même longueur que l'épi mâle. On a donné à ces inflorescences de Cordaïtes le nom de *Cordaianthus*.

Le grain de pollen, très gros (jusqu'à 0 mm. 5), constitue un microprothalle pluricellulaire et on (Renault) suppose qu'il renfermait des anthérozoïdes mobiles, ce qui les fait ranger parmi les Natrices, tandis que, si l'on n'admet pas l'existence de ce caractère on en fait des Taxées en se référant à leur ovule nu.

L'ovule nu (c'est-à-dire sans carpelle différencié) est entouré d'un tégument et présente une chambre pollinique (fig. VII), ce qui est un fait fréquent chez les Gymnospermes ; on y a souvent constaté la présence de grains de pollen, mais jamais de germination de ces grains en tube pollinique ; ce fait peut étayer l'argument que donne déjà la nature pluricellulaire des grains de pollen, du caractère natrice de ces plantes.

Inflorescence femelle et graines de Dorycordaïtes. — C'est un épi composé d'épillets (fig., pl. 29).

A l'aisselle de chaque bractée-mère se trouve un épillet formé de bractées ordonnées en spirale : à l'aisselle de chacune se trouve un ovule pédonculé. La graine offre deux ailes latérales.

Caractères généraux des Cordaïtales (Résumé)

— La tige est ramifiée seulement vers le sommet.

— Le bois secondaire est formé entièrement de trachéides.

— Il y a du bois centripète dans les méristèles foliaires.

— Les feuilles sont linéaires, spatulées, en large lame étalée, à nervures parallèles ; elles sont généralement grandes.

— Aux aisselles des pétioles foliaires se trouvent, soit des épis de fleurs femelles, soit des épis d'épillets de fleurs femelles constituées par des ovules complètement nus. Chaque ovule prend naissance à l'aisselle d'une bractée ; ces bractées sont insérées en spirale sur l'axe de l'épillet.

— Les inflorescences mâles forment des épis de capitules d'étamines.

Les Poroxylées

Ce sont des Cordaïtales d'un type primitif, reliées d'une part aux Ptéridospermées (*Lyginodendron*) et d'autre part aux Cordaïtes vraies.

Des restes fossiles de ces plantes ont été découverts par B. Renault et C.-E. Bertrand, mais ils n'ont trouvé que l'appareil végétatif.

On connaît actuellement un seul genre : *Poroxylon,* avec 2 ou 3 espèces.

En 1879, Renault découvrit, dans les dépôts Permocarbonifères de Grand-Croix et d'Autun, des restes de l'appareil végétatif de Poroxylon dont la structure anatomique est conservée avec une perfection étonnante.

Les feuilles sont larges, pétiolées, épaisses, simples, *parallélinerves.*

Structure anatomique de la tige (fig., pl. 29)

Sous l'épiderme se trouve un hypoderme scléreux, puis vient l'écorce. A la partie interne de l'écorce se trouve un anneau d'éléments sécréteurs à la place du péricycle : ce sont les canaux gommifères péricycliques. Puis, on trouve le liber ; ensuite, le bois secondaire centrifuge et, plus intérieurement, un *bois primaire centripète.* Les Poroxylon retiennent, en somme, avec le bois centripète dans la *tige,* un caractère primitif que les Cordaïtes ont perdu.

On a là une structure normale de Gymnospermes, sauf les caractères du bois primaire ; cette structure se rapproche tout à fait de celle de *Lyginopteris* (Ptéridospermées), sauf qu'il n'y a *aucun bois primaire centrifuge* dans le cas du Poroxylum. La morphologie et la structure des feuilles sont celles des Cordaïtes.

Grand'Eury a trouvé ces Poroxylon en contact avec des semences appelées *Rhabdocarpus,* qui sont du type général des semences de Cordaïtes. Il en a induit que ces semences pouvaient être celles du Poroxylon. Si cette relation est vraie, l'affinité très étroite de cette famille avec les vraies *Cordaites* n'est pas douteuse.

On peut dire, en somme, que les *Poroxylées* sont des Cordaïtales d'un type primitif (bois primaire centripète, etc...), reliées d'autre part aux Ptéridospermées (Lyginodendron). Leur étude est rendue incomplète du fait que l'on ne connaît bien que leur appareil végétatif.

Relations entre les Cordaïtales et les autres Gymnospermes

Deux alternatives se présentent au sujet de l'origine des Cordaïtales :

Ou les Cordaïtales dérivent des Ptéridospermées ;

Ou les deux groupes ont une origine commune à partir d'un groupe plus ancien de plantes semblables aux Fougères.

Les faits historiques sont en faveur de la deuxième théorie, car les deux groupes sont distincts aussi loin que nous puissions remonter, apparus et disparus en même temps ; mais on doit se rappeler que c'est là un fait négatif.

D'un autre côté, bien que les deux groupes soient extrêmement anciens, leurs ressemblances suggèrent une relation si étroite, que la première alternative est digne de considération.

A vrai dire, les caractères de l'appareil végétatif sont bien dissemblables dans les deux groupes :

Les Ptéridospermées ressemblent à des Fougères, tandis que les Cordaïtes ont le port de Conifères du type Araucariées (*Agathis*).

— De plus, les cônes ou châtons différenciés des Cordaïtes, groupés en inflorescences, sont totalement différents des sporophylles à peine différenciés des Ptéridospermées. Les Cordaïtes sont d'une organisation beaucoup plus élevée que les Ptéridospermées et méritent la place qui leur a toujours été attribuée parmi les véritables Gymnospermes. Mais une grande marque d'affinité est fournie par les *graines* qui sont du même type dans les deux groupes : Cordaïtes et Ptéridospermées. Il n'est guère possible de distinguer ces deux sortes de semences.

L'ovule est entouré d'un tégument, le nucelle est libre ; il y a deux séries de cordons vasculaires, c'est-à-dire que le faisceau vasculaire qui entre par la chalaze donne des branches allant dans le tégument, d'une part, et dans le nucelle, d'autre part ; la chambre pollinique est large et dans certains cas, on ne voit pas d'embryon. Voilà autant de caractères qui peuvent être regardés comme primitifs et comme indiquant une étroite relation entre les deux groupes.

Les paléobotanistes pensent en général que les grains de pollen émettaient des spermatozoïdes nageant, comme dans les cas des Cycas et du Ginkgo. Ils se fondent sur les similitudes de structure et de forme de la chambre pollinique et du sommet de l'ovule en général (fig., pl. 29). On pourrait donc aussi bien classer les Cordaïtales chez les Natrices que chez les Vectrices. Ce sont les grandes affinités des Cordaïtales avec les Vectrices qui font choisir le mode de classification que nous avons adopté.

L'organisation du *strobile* des Cordaïtales représente un progrès sur les Ptéridospermées. Il consiste dans la différenciation complète des sporophylles par rapport aux feuilles, d'où résulte la réduction des

dimensions des sporophylles et leur agrégation en un strobile par raccourcissement de l'axe fertile.

Une complication notable du strobile ovulé des Cordaïtales est le fait que, chez diverses espèces, l'axe primaire du strobile porte seulement des bractées, les ovules apparaissant sur de courts axes secondaires (strobiles composés). On a alors affaire à un épi composé d'épillets.

Gradation des Ptéridospermées vers les Cordaïtales

Cette gradation apparaît dans la structure végétative. Les tiges des Cordaïtales les plus anciennes montrent quelques traces du bois centripète (Poroxylées) alors qu'il semble avoir disparu dans les espèces de Cordaïtales du Carbonifère supérieur et du Permien que Renault a étudiées. En même temps que l'extinction du vieux bois cryptogamique, nous trouvons une tendance à une augmentation de l'importance du bois secondaire, avec une diminution de la largeur des rayons médullaires.

En somme, la structure de la graine et l'anatomie, semblent montrer une affinité de certaines Cordaïtales avec les Ptéridospermées, quoique, au point de vue chronologique, la connexion doive remonter très loin.

Longtemps après que les Cordaïtes sont devenues distinctes, la séparation des Cycadofilicinées s'effectue en deux branches : Bennettitales et Cycadales.

Vers le même temps, approximativement, le grand phylum des Coniférales commence à émerger des Cordaïtales, de même que le phylum moins important des Ginkgoales. (Voir le schéma, pl. 37).

Les Coniférales se relient particulièrement aux Cordaïtales par les Araucariées (caractère commun du bois : ponctuations aréolées pluriséries ; caractère commun de l'appareil reproducteur : étamines nombreuses dans les deux cas). Il y a un autre caractère commun aux Cordaïtales et aux Araucariées, c'est la nervation parallèle des feuilles.

Le caractère microphyllique, qui est celui de la plupart des Conifères, serait le résultat de la réduction de la feuille en corrélation avec la ramification plus grande de la tige et réalise aussi une meilleure adaptation aux conditions de vie en pays sec.

Résumé des caractères communs des Cordaïtales avec les Ptéridospermées, les Cycadales, les Coniférales et les Ginkgoales

I. — *Caractères communs avec les Ptéridospermées et les Cycadales*

— Large moelle ; bois primaire centripète de la tige dans les types les plus inférieurs ; structure des faisceaux foliaires ; structure générale de l'ovule et de la semence.

Ces caractères sont *primitifs* et peuvent être interprétés comme caractères que les deux groupes ont conservés de quelque ancêtre commun et très lointain. Autrement dit, ces caractères sont tels qu'ils peuvent avoir été retenus après que le type a divergé à partir d'une ligne commune.

II. — *Caractères communs avec les Coniférales*

— Port élevé et ramifié ; caractères du cylindre vasculaire et, tout particulièrement, caractères du strobile ovulifère.

Ces caractères sont distinctement non primitifs et suggèrent que les Cordaïtes sont intermédiaires entre les Coniférales et les plus primitives des plantes à semences.

III. — *Caractères communs avec les Ginkgoales*

Les caractères communs sont les mêmes qu'avec les Coniférales, notamment le strobile ovulifère, excepté la structure de l'ovule et de la semence, et le pollen natrice qui sont des caractères cycadéens.

La conclusion suggérée est que les Cordaïtales relient les Ginkgoales avec les plus primitives des plantes à semences, les Ptéridospermées, et que les structures reproductrices des Cordaïtales ont été retenues par les Ginkgoales (pl. 37).

A propos de ces essais de filiation, il est bon de rappeler ce qu'ils ont d'hypothétique et de limité. Nous pouvons seulement tenter des diagrammes. Ces phénomènes se sont déroulés dans des temps d'une durée inconcevable et ont dû être infiniment trop complexes, pour que l'esprit puisse les saisir.

Rappelons-nous qu'il nous est souvent difficile ou impossible de connaître l'origine de races domestiques, de plantes cultivées ornementales ou vivrières, qui ont cependant été réalisées par l'homme et parfois à des époques récentes, pour ainsi dire sous nos yeux.

Dans l'histoire des groupes naturels où les documents géologiques prennent la place des notes de l'agriculteur, le problème devient d'une difficulté tellement immense qu'une solution ayant quelque certitude devient impossible, d'autant plus que les documents paléontologiques sont très souvent fort incomplets.

Nous ne saurions donc constituer que des schémas représentant sous une forme très simplifiée la succession réelle des événements. Il nous faut chercher à n'être pas induits en erreur par nos propres constructions.

D'ailleurs, la complète ignorance où nous sommes aujourd'hui des processus de l'évolution — maintenant que la période darwinienne est close — ne nous permet pas d'espérer retracer définitivement son cours.

Mais s'il faut toujours parler avec doute de ces questions, il faut se garder d'y renoncer.

En effet, ces études, en quelque sorte historiques, doivent retenir au plus haut point l'attention, car elles sont d'une valeur inestimable pour l'étude du problème de l'évolution.

L'ère des Conifères

En terminant l'étude des Conifères, il faut faire remarquer, au point de vue paléontologique, qu'ils ont existé depuis le Dévonien jusqu'à nos jours.

Pendant le Trias, le Lias et une partie du Jurassique, les nombreuses espèces de Conifères semblent à elles seules caractériser la physionomie de la végétation. Il y a donc eu ce que l'on peut appeler une *ère des Conifères* (du début du Trias à la fin du Jurassique, particulièrement)

Classe IV. — LES GNETALES OU SACCOVULEES

(Pl. 30-36)

Ce qui caractérise cette classe, c'est que l'ovule est enfermé dans un ovaire en forme de sac, sans style, ni *a fortiori* de stigmate ; il s'agit tout au moins d'un appareil qui rappelle beaucoup un ovaire. Nous verrons qu'il existe, à ce sujet, des interprétations divergentes.

Chodat, dans ses *Principes de Botanique,* a créé pour ces plantes la classe des *Saccovulées* qu'il sépare nettement des Gymnospermes ; il subdivise, en effet, les Spermaphytes en trois classes : I. Gymnospermes (Natrices et Vectrices), II. Saccovulées, III. Angiospermes. Il caractérise les Saccovulées par le fait que les semences, au lieu d'être nues comme chez les Gymnospermes, sont « entourées par une enveloppe formée par deux feuilles concrescentes qui cependant restent libres au sommet » ; cette enveloppe serait un ovaire sans stigmate.

Le nom de Saccovulées est adopté dans les *Eléments de Botanique* de Van Tieghem et Costantin, mais cette classe y fait partie des Gymnospermes, sur le même rang que les Vectrices, Natrices et Ptéridospermées.

La classe comprend un seul ordre, celui des Gnétinées, qui est actuellement réduit à 3 genres : *Ephedra, Welwitschia, Gnetum ;* mais ces 3 genres sont si différents qu'on les considère quelquefois comme les types de 3 familles distinctes : Ephédracées, Welwitschiacées, Gnétacées ; nous étudierons successivement chacune de ces 3 familles.

Caractères généraux des Gnétinées

Auparavant, il convient d'indiquer quels sont les caractères généraux des genres *Ephedra, Welwitschia* et *Gnetum,* justifiant leur alliance en un ordre unique.

Au point de vue morphologique général, toutes les Gnétinées sont caractérisées par des *feuilles toujours verticillées par deux (opposées).*

Au point de vue histologique, le bois secondaire des Gnétinées *comporte,* à côté de fibres aréolées plus ou moins typiques, des *éléments élargis, ponctués, comparables à des vaisseaux,* mais toujours terminés par des cloisons obliques et gardant même parfois des aréoles, nullement assimilables, par conséquent, d'une manière absolue aux vaisseaux parfaits des Angiospermes.

En outre, les tissus des Gnétinées ne *différencient jamais de canaux sécréteurs.*

Les fleurs mâles comprennent toujours des *étamines formées d'une anthère et d'un filet bien distincts,* comme chez les Angiospermes.

Dans les fleurs femelles, *l'ovule* est régulièrement *plus ou moins protégé, entouré par des enveloppes,* dont nous discuterons la valeur, mais qui *réalisent des dispositifs rappelant,* au moins d'une *manière superficielle, l'appareil ovarien des Angiospermes* et qui remplissent le *même rôle physiologique.*

Enfin, l'*embryon* de toutes les Gnétinées possède le *nombre fixe de* 2 *cotylédons.* Ces principaux caractères communs justifient amplement l'alliance des trois familles de Gnétinées dans un ordre unique.

Le groupe des Gnétinées a peu d'importance par le nombre de ses représentants ; il en a moins encore par ses applications. Mais, son *intérêt* est *considérable au point de vue théorique* pour la *recherche de la filiation des Angiospermes,* car c'est un groupe de transition ; son intérêt est avant tout phylogénétique. On avait pensé y trouver l'origine des Angiospermes ; nous verrons par la suite ce qu'il en est.

Nombre d'espèces et répartition géographique des Gnétinées

Le genre Ephedra comprend environ 30 espèces croissant dans les régions arides méditerranéennes, dans les régions tropicales ou tempérées de l'Asie et des deux Amériques.

Le genre Welwitschia (Tumboa : nom plus ancien) est *monotypique ;* il vit dans une région extrêmement aride et restreinte de l'Afrique du Sud (désert de Kalahari).

Le genre Gnetum comprend environ 15 espèces croissant dans les forêts tropicales de l'Asie, de l'Afrique et des deux Amériques.

En somme, les formes de ce groupe sont pour ainsi dire raréfiées et il y a entre elles des hiatus considérables. Leurs caractères mi-gymnospermiques, mi-angiospermiques indiquent un groupe en voie d'évolution, encore mal adapté à une ambiance nouvelle et dont il ne nous est parvenu, par suite, que de rares espèces. Ce qui ressort avant tout de leur étude, c'est qu'ils forment un *groupe de transition.*

La difficulté de se procurer les matériaux d'étude a rendu les investigations moins nombreuses et moins complètes que ne le mérite le sujet.

FAMILLE DES ÉPHÉDRACÉES

(Fig., pl. 30-31)

Cette famille comprend l'unique genre Ephedra avec une trentaine d'espèces.

Appareil végétatif des Ephédracées ; Morphologie externe et anatomie

Les Ephedra se présentent avec l'aspect de sous-arbrisseaux (0 m. 60 à 1 m.) ou d'arbrisseaux (n'excédant jamais le maximum de 8 m.) ; extrêmement ramifiés, tortueux, noueux. Leurs rameaux sont dressés au-dessus du sol dans un assez grand nombre de formes ; ou bien les rameaux rigides peuvent, chez quelques autres formes, s'étaler à terre, ou, chez d'autres encore, retomber en crinières de supports aériens variés : rochers, troncs d'arbres, etc...

Ces rameaux, examinés individuellement, rappellent les tiges des prêles. Ils sont constitués d'articles rectilignes ou *entre-nœuds,* séparés par des renflements écailleux ou *nœuds* (fig. I et II, pl. 30). Certains rameaux atteignent un développement prépondérant et se comportent comme des branches maîtresses ; ils émettent à chaque nœud des rameaux secondaires disposés soit en verticilles, soit en touffes fasciculées. Le degré de développement des branches maîtresses, la disposition des rameaux secondaires, varient suivant les types et donnent à chacun d'eux leur port spécial. Chez certaines formes, les rameaux secondaires sont caducs et se renouvellent, soit d'une manière continue et insensible, comme dans les espèces tropicales, et, alors, la plante reste toujours verte ; soit, dans nos régions tempérées, toutes à la fois, au printemps, comme les feuilles des arbres après une période de dénudation hivernale.

Les entre-nœuds sont diversement allongés, de section circulaire ou plus ou moins rectangulaire, cannelés sur toute leur longueur, présentant ainsi un certain nombre de côtes et de sillons alternants. Tendres et de teinte verte dans le jeune âge, ils acquièrent bientôt une rigidité caractéristique et, dans les rameaux vieux, une coloration grisâtre.

Au point de vue histologique, une coupe pratiquée au milieu d'un entre-nœud montre les éléments suivants (dans un rameau d'âge moyen) (fig. III, pl. 30) :

Les côtes sont occupées par des paquets de fibres sclérenchymateuses très épaisses, s'enfonçant en coin dans les tissus fondamentaux ; au fond des sillons s'alignent des stomates donnant accès à une vaste chambre sous-stomatique dont le fond est garni d'un parenchyme chlorophyllien palissadique caractérisé. Dans la profondeur de la tige,

ce tissu palissadique se transforme peu à peu en un parenchyme fondamental indifférencié banal, au sein duquel on trouve encore quelques îlots irréguliers de sclérenchyme. Dans l'axe, existent les faisceaux libéro-ligneux ; aucune particularité ne les caractérise. Ils sont reliés par un anneau cambial ; ce dernier n'entre en fonctionnement, pour produire les couches de bois secondaire, que vers la deuxième ou troisième année. Ce bois secondaire est formé de fibres aréolées un peu spéciales, à aréoles irrégulièrement réparties et plus ou moins bien différenciées, et de tubes élargis a parois ponctuées (avec ponctuations simples et ponctuations aréolées simultanément), comparables à des vaisseaux imparfaits, car ils sont séparés les uns des autres par des cloisons obliques. Ils sont intermédiaires entre les trachéides et les véritables vaisseaux des Angiospermes. Le bois secondaire est traversé de rayons médullaires, épais de trois, deux, rarement quatre assises de cellules (il n'y avait qu'une seule assise chez les Gymnospermes) ; ces cellules sont allongées dans le sens radial et très aréolées. D'ailleurs, ce cambium donne peu de bois secondaire et le cylindre vasculaire ne devient pas épais.

Ces particularités histologiques rendent compte des variations, signalées plus haut, de la morphologie externe : les jeunes entre-nœuds, tendres et verts, ont une écorce encore dépourvue de sclérenchyme et les couches sous-épidermiques y sont, d'une manière uniforme, constituées par du tissu palissadique chlorophyllien ; les fibres scléreuses, en se développant, confèrent à l'entre-nœud sa rigidité caractéristique mais, en même temps, refoulent le tissu vert et le compriment suivant des bandes étroites, répondant aux sillons stomatifères ; la tige perd sa teinte verte et devient grisâtre. Enfin, dans les tiges encore plus âgées (de 3 ans et plus), les formations secondaires constituent un anneau plus ou moins épais. La tige a alors définitivement perdu son rôle assimilateur. Une particularité anatomique du genre Ephedra est la couche de cellules, semblables à un diaphragme, qui existe à la base de chaque entre-nœuds et qui, par sa consistance plus faible, rend facile la disjonction de la tige aux nœuds.

Ce rôle assimilateur photosynthétique n'est exercé par les tiges qu'en raison de la réduction très considérable des feuilles. Ces dernières sont, en effet, réduites à l'état de petites écailles entourant les nœuds. Les feuilles d'Ephedra sont opposées, comme celles de toutes les Gnétinées. Dans les espèces où elles sont le moins réduites, elles se présentent sous forme d'un limbe extrêmement étroit, filiforme, long de 3 cm. au plus, large de 1 mm. à 1 mm. 5 ; à leur insertion sur le nœud, les limbes de chacune des feuilles opposées entrent en concrescence et constituent une gaine d'où paraît sortir l'entre-nœud (pl. 30, fig. II). Dans la plupart des espèces, le limbe est beaucoup moins long ; il est

réduit à l'état d'une petite écaille ; la gaine seule garde tous ses caractères. Cette concrescence des feuilles atrophiées en une gaine nodale est du même ordre que celle qui est si caractéristique des Equisetum. Elle ne fait qu'accentuer les ressemblances extérieures déjà signalées entre l'appareil aérien des Ephedra et celui des Prêles. Chacun des rudiments foliaires des Ephedra reçoit deux faisceaux libéro-ligneux émanés de la tige.

Chez quelques espèces d'Ephedra, peut-être même chez toutes, la plante peut produire des *stolons* souterrains. Ces derniers ont pour origine les nœuds d'une tige aérienne accidentellement ensevelie. Ces formations rhizomateuses n'acquièrent donc un développement appréciable que dans les régions où l'ensevelissement des tiges est facile et fréquent : sables désertiques, dunes, graviers torrentiels. Ainsi, dans le Sahara, les rhizomes d'*Ephedra alata* peuvent atteindre 6 et même 9 mètres. Ces stolons sont peu ou pas ramifiés et peuvent produire de nouvelles plantes aériennes (propagation).

Les racines n'offrent, ni dans leur disposition, ni dans leur structure, aucune particularité spéciale ; leur bois est à 2 ou 3 pôles et forme des faisceaux plus volumineux que dans la tige.

Appareil reproducteur ; Valeur morphologique des pièces constituantes (Pl. 30-31)

Presque toutes les espèces d'Ephedra sont, d'une manière constante, dioïques. Quelques formes ont été trouvées parfois — on pourrait dire presque accidentellement — monoïques.

Les fleurs d'Ephedra sont, comme celles de toutes les Gymnospermes, des cônes ou strobiles. Ces cônes sont portés à l'extrémité de rameaux nés à l'aisselle d'une feuille ; ils sont composés de bractées opposées, donc ayant la valeur de feuilles, mais étroitement serrées, par défaut d'allongement des entre-nœuds, et diversement adaptées.

L'inflorescence mâle d'un Ephedra (pl. 30, fig. IV-XII) consiste en un rameau naissant à l'aisselle d'une feuille banale, souvent ramifié par dichotomie ; ce rameau est divisé, comme un rameau végétatif, en nœuds pourvus d'écailles foliaires très réduites et en entre-nœuds, mais portant à son extrémité (ou à ses extrémités, s'il est ramifié) immédiatement au-dessus du dernier nœud, le cône ou strobile. Il faut ajouter que les entre-nœuds de ce rameau sont toujours fortement raccourcis, et que les cônes ne sont, par conséquent, jamais très longuement pédonculés ; dans beaucoup d'espèces même les cônes paraissent sessiles (fig. VII, pl. 30).

Quoiqu'il en soit, les cônes sont constitués par un certain nombre de verticilles de bractées opposées, étroitement serrées en paires alternantes. Ces paires sont en nombre variable : il y en a au minimum 3 ou 4, au maximum 12. Chaque bractée a la forme lancéolée, pointue ; et, par suite de l'alternance régulière de leurs paires, leurs extrémités produisent, sur toute la longueur du cône, quatre arêtes plus ou moins nettes, parfois très estompées. Les bractées sont de consistance membraneuse, et, comme les feuilles, reçoivent chacune une paire de faisceaux libéro-ligneux.

Dans l'aisselle de chaque bractée se trouve une fleur proprement dite. Chaque fleur comporte :

1° Deux pièces externes, écailleuses, soudées à la base, formant une sorte de petite gaine bilabiée, c'est le périanthe. L'orientation des pièces périanthaires est la même que celle de la bractée-mère ;

2° S'élevant dans l'axe de ce tube à 2 lèvres, une colonnette, souvent plus ou moins bifide, portant à son extrémité 2 groupes de sacs polliniques : c'est l'étamine. Alors que les pièces du périanthe sont toujours cachées par les bractées-mères, les étamines, assez longues, font saillie à l'extérieur du cône.

Quelle est la valeur morphologique de ces diverses pièces ?

Le périanthe représente évidemment une paire extrêmement réduite de feuilles opposées. L'étamine, bien que ses homologies soient d'une précision plus difficile, a la même valeur. En effet, l'étamine a la signification d'un organe foliaire, car l'étude de sa vascularisation le démontre, et, aussi, parce que dans certaines formes, comme *Ephedra fragilis*, la jeune étamine est enroulée en crosse dans la fleur (vernation circinée) (fig. IX, pl. 30), absolument comme une feuille dans un bourgeon. L'étamine est double et représente une paire de feuilles transformées, car, dans certaines espèces, telles qu'*Ephedra distachya* (fig. XI, pl. 30), la dualité est encore directement visible. Le filet de l'anthère est nettement bifide. L'étude anatomique de l'étamine permet des conclusions dans le même sens. Dans les autres formes, les deux branches du filet sont devenues concrescentes jusqu'en haut ; mais la dualité primitive se reconnaît encore par la séparation en 2 groupes plus ou moins nets de sacs polliniques.

Morphologie de l'inflorescence femelle (fig., pl. 31)

Les fleurs se groupent en strobiles formés de verticilles d'écailles opposées et alternées (dans 2 verticilles successifs). A l'aisselle de chacune de ces écailles naît une fleur femelle : 1, 2 ou 3 fleurs dans chaque strobile.

Chaque fleur femelle comprend :

Extérieurement, 2 petites bractées soudées en forme de bouteille ; au centre, l'ovule, muni d'un tégument très allongé. Les deux bractées sont comparables à 2 feuilles carpellaires produisant l'ovule sur la face ventrale (l'ovule est porté sur la face dorsale chez les Conifères) : c'est un rapprochement avec les Angiospermes.

L'ovaire est clos mais sans stigmates (Astigmatées). La graine est entourée par la paroi ovarienne devenue coriace après fécondation ; non seulement l'orifice micropylaire se ferme, mais l'orifice ovarien lui-même s'oblitère. Il n'y a donc pas gymnospermie physiologiquement, mais seulement le caractère *astigmaté*. Le fruit est sec et indéhiscent, c'est un achaine.

Interprétation de la fleur femelle d'Ephedra et conclusions relatives à la gymnospermie ou à l'angiospermie des Ephedra

Pour certains auteurs, l'enveloppe la plus extérieure ou *périgone* est un tégument externe ; pour d'autres, elle équivaut à 2 carpelles soudés ; pour d'autres, enfin, ce ne sont que 2 bractées. Le fait que l'ovule est porté par la face ventrale du carpelle, du côté du bois, est un caractère angiosperme.

Anatomiquement gymnospermes, malgré leur bois plus ou moins hétéroxylé, les Ephedras sont angiospermes au point de vue physiologique car les deux enveloppes de la fleur femelle remplissent d'une façon parfaite le rôle dévolu au pistil dans les plantes supérieures, qui est de retenir le pollen, de conduire le tube pollinique et de constituer autour de la graine en formation une enveloppe hermétique.

La reproduction

A. — *Le pollen* (cf. pl. 30, fig. 1-8, au bas de la planche). — Le noyau de la cellule mère du grain de pollen subit une division aboutissant à deux noyaux fils très différents l'un de l'autre ; l'un est séparé du reste du grain par une cloison en verre de montre, il n'aura plus d'évolution ultérieure et s'atrophiera à mesure que se différenciera le grain ; on le considère comme un noyau prothallique. L'autre noyau se divisera plusieurs fois, donnant naissance, conformément au schéma ci-dessus, à quatre noyaux : deux stériles, dont l'un, occupant le pôle du grain opposé à celui du premier noyau prothallique, passera le premier dans le tube pollinique (noyau du tube) et dont l'autre est l'homologue du noyau de la cellule pédiculaire des grains de pollen des Cycadées et du Gingko; — deux fertiles : les noyaux sexuels mâles.

B. — *Le prothalle femelle.* — De toutes les Gnétinées, seul le genre

Ephedra a conservé cet organe prothallien à l'état typique, comme chez les autres Gymnospermes.

La cellule mère femelle, noyée au sein du tissu nucellaire, subit d'abord les 2 divisions réductrices donnant naissance à 4 cellules filles. Trois de celles-ci s'atrophient ; une seule, celle située à la partie inférieure, subit l'évolution en prothalle ; son noyau se divise un grand nombre de fois, jusqu'à formation de 256 noyaux libres environ. Alors, des cloisons apparaissent entre ces derniers, le prothalle ainsi constitué se différencie rapidement en 2 régions : une zone apicale, répondant au sommet du nucelle, à rôle sexuel ; une zone antipodale, répondant à la base du nucelle, à rôle nutritif.

a) Dans la zone apicale, sexuelle, du prothalle, se différencient, le plus souvent, deux, quelquefois une, rarement trois cellules : les initiales des archégones qui, par des divisions répétées, donneront naissance à des formations archégoniales typiques. Il se forme une oosphère et un col fort distincts ; le col peut atteindre une grande largeur et comprendre 8 étages de cellules, à 4, 6 ou 8 cellules par étage ; le nombre minimum total des cellules du col est 32, mais ce minimum est souvent dépassé. On doit même reconnaître que de toutes les Gymnospermes, c'est chez Ephedra que le col archégonial atteint sa plus grande longueur. — Le noyau de l'oosphère se divise enfin pour donner naissance à un noyau, homologue de la « cellule du canal » des autres Gymnospermes, qui vient se placer contre l'orifice interne du col ; l'autre noyau, le pronucleus femelle, va se placer au milieu de l'oosphère, et, au centre d'une auréole de cytoplasme différencié, il attend la fécondation.

b) Dans la zone antipodiale, les cellules se gorgent de réserves ; elles constituent un tissu nourricier au sein duquel l'embryon, porté par son suspenseur, pourra se développer.

C. — *Fécondation et embryogénèse.* — Au moment de la maturité sexuelle, le nucelle se creuse à son sommet d'une cavité en entonnoir au fond de laquelle l'extrémité apicale du prothalle se trouve mise à nue. Les grains de pollen tombent dans cette cavité et y germent. Le tube pollinique pénètre dans l'archégone en s'insinuant entre les cellules du col ; les 2 noyaux sexuels mâles entrent dans l'oosphère ; l'un se fusionne avec le pronucleus femelle ; l'autre s'unit vraisemblablement à un ou plusieurs noyaux venus des cellules voisines du manteau et le produit de cette fusion donne naissance, après des caryocinèses atypiques répétées, à une masse éphémère de tissu utilisé aussitôt par l'embryon pour faire face aux premiers besoins de son développement. D'ailleurs, les cellules du manteau, devenues plurinucléées, se fusionnent avec l'oosphère, sur toute leur surface de contact ; ce processus

de fusion généralisée a vraisemblablement un rôle nutritif. — Quant au noyau résultant de l'union des 2 pronucléi mâle et femelle, il se divise d'abord en un nombre variable (de 2 à 8) de noyaux fils, qui s'entourent chacun d'un peu de cytoplasme et d'une membrane ; et chacun de ces éléments va former, à lui seul, une ébauche embryonnaire ; tandis que, chez les Conifères, les noyaux issus de la division du noyau de l'œuf se groupent à la base de l'archégone et forment ensemble l'embryon. Chez Ephedra, chaque cellule issue des premières divisions de la cellule-œuf évolue pour son compte ; il y a donc là un cas remarquable de polyembryonie.

Dans chacune de ces cellules, l'évolution est la suivante : le noyau se divise en 2 noyaux fils, de taille inégale : au voisinage du plus volumineux, se dessine un prolongement papilliforme qui s'accentue et s'allonge bientôt en un tube, dans lequel pénètre alors ce noyau. L'extrémité de ce tube, par des cloisonnements répétés, formera le proembryon. Le reste du tube devient la première ébauche du suspenseur. Par allongement de ce dernier vers la base du prothalle, le proembryon est porté au contact de la zone nutritive où il poursuivra désormais son développement.

De ces ébauches embryonnaires formées aux dépens de la même oosphère, une seule se développera en embryon définitif, tandis que les autres avortent d'une façon plus ou moins précoce et dégénèrent.

L'embryon définitif est dicotylé et présente au moment de la germination, comme celui de toutes les Gnétinées, l'organe spécial à rôle nourricier qui est le *talon*.

Principales espèces, leur répartition géographique, leurs usages

Les Ephedra croissent généralement sur les bords de la mer dans les régions arides tempérées et chaudes. Parmi les principales espèces, citons :

Ephedra distachya ou *vulgaris* ou encore *equisetiforme*. — C'est la seule espèce qui soit indigène en France. On la rencontre dans les sables du bord de la mer, le long de nos côtes, aussi bien Atlantiques (jusqu'à la Bretagne incluse) que Méditerranéennes. On l'a signalée aussi à l'état spontané en Suisse (Wallis) et aux environs de Buda-Pest. Son aire géographique est d'ailleurs vaste puisqu'elle existe, en dehors du domaine méditerranéen, dans l'Himalaya et au Mexique.

Ephedra altissima. — On rencontre cette espèce dans l'Afrique du Nord (Mauritanie) ; on la cultive parfois en France dans les jardins.

— On trouve encore des Ephedra dans les régions arides et chaudes de l'Asie tempérée, de l'Amérique du Nord et de l'Amérique du Sud.

Les cônes charnus de l'*E. distachya* étaient autrefois récoltés et employés contre diverses maladies, ils sont encore consommés dans le peuple. On pourrait dire la même chose de *E. antisyphilitica.*

FAMILLE DES WELWITSCHIACÉES

(Pl. 32 et 33)

Généralités, historique

Elle ne comprend qu'un seul genre représenté par une seule espèce : *Welwitschia mirabilis.*

Découverte du Welwitschia : Le 16 août 1860, Frédéric Welwitsch, Autrichien d'origine, devenu directeur des Jardins botaniques de Lisbonne et de Coïmbre et chargé en cette qualité par le gouvernement portugais de l'exploration botanique de la colonie de l'*Angola,* écrivait à William Hooker ces quelques lignes relatives à la découverte qu'il venait de faire, d'une plante extraordinaire : « Plusieurs milles avant d'atteindre le Cap Negro, la côte s'élève jusqu'à 3 à 400 pieds et forme un plateau surélevé continu, s'étendant à plus de 6 milles vers l'intérieur et aussi plat qu'une table. Ce plateau, constitué de tufs calcaires et de couches argileuses, est parsemé de blocs de grès, et nourrit une végétation maigre, mais très intéressante. Particulièrement remarquable était un arbre pygmée, possédant un tronc atteignant souvent 4 pieds de diamètre, mais ne s'élevant jamais à plus de 1 pied au-dessus du sol, et conservant toute sa vie, qui pourrait bien durer plus d'un siècle, les deux feuilles ligneuses qu'il a formées lors de sa germination, sans jamais en produire d'autres. L'ensemble de la plante ressemble à une table ronde, d'un pied de haut, s'élevant au-dessus du sol dur et sableux ; les deux feuilles opposées (souvent longues d'une toise et larges de 2 à 2 pieds 1/2) s'étalent sur le sol et sont divisées en nombreuses lanières rubannées. » Welwitsch ajoutait que cette plante est désignée par les indigènes sous le nom de N'tumbo ; il proposait, en conséquence, de lui donner le nom de *Tumboa ;* puis, il discutait ses affinités qui semblent la rapprocher, pensait-il, des Abiétées, des Protéacées ou des Casuarinées.

C'est en 1863 que Hooker, dans un mémoire célèbre, plaça parmi les Gnétinées la plante découverte par Welwitsch. et, ayant reconnu que le nom de « Tumbo » désigne, dans le langage indigène, des plantes diverses, changea la désignation primitive de « Tumboa », en celle de Welwitschia, définitivement adoptée depuis.

Appareil végétatif de Welwitschia mirabilis
(PI. 32)

La description de Welwitsch, transcrite plus haut, en indique bien les caractères. Ils font du Welwitschia une des plantes les plus singulières du règne végétal. Mais, pour en saisir d'une manière complète toute la valeur et toute la portée, il faut étudier d'abord le processus de la germination (fig., pl. 32).

La germination des graines de Welwitschia a été obtenue pour la première fois par Bower en 1881, en pots. De la graine sort d'abord une racine qui s'enfonce dans la terre (I) ; puis les 2 cotylédons deviennent libres (II) et se dressent (III et IV) à l'extrémité de l'axe hypocotylé. Ces 2 cotylédons, longs de 3 cm. environ, sont concrescents à leur base en un tube qui prolonge l'extrémité de l'axe hypocotylé. Ce dernier porte à son point d'union avec la racine (I et II) un organe en forme d'alène qui s'enfonce dans l'endosperme : c'est le « talon », homologue de celui des autres Gnétinées. Entre les cotylédons apparaissent les premières feuilles (III et IV) dans un plan perpendiculaire à celui des cotylédons. A mesure qu'elles se développent, les cotylédons se flétrissent, puis tombent. Les deux feuilles opposées, d'abord linéaires et pointues, s'élargissent. *Elles ne se flétrissent jamais, ne seront jamais remplacées,* mais, par une évolution continue, prendront peu à peu la consistance coriace et l'aspect caractéristique des feuilles adultes de Welwitschia. *La tige ne s'allonge pas ;* elle forme entre les feuilles le plateau tabulaire zoné et bilobé, d'aspect si spécial. *L'axe hypocotylé se renfle* (V, VI, VII, VIII, IX) ; *il constitue à lui seul le tronc surbaissé de Welwitschia.* Quant à la *racine, elle s'allonge et s'enfonce très profondément dans le sol.*

On saisit donc, dès maintenant, la valeur des diverses parties du Welwitschia adulte, tel qu'il est si bien décrit dans la lettre à Hooker. L'hypertrophie de l'axe hypocotylé, l'absence d'allongement de la tige, la pérennité des feuilles sont les particularités excessivement remarquables qui *dominent toute la morphologie de cette plante extraordinaire.* Nous allons maintenant examiner en détail les caractères de chacun de ses organes.

Le *Welwitschia mirabilis* peut atteindre 100 ans d'âge. Le tronc épais, en forme de toupie, peut avoir 4 mètres et plus de circonférence, mais ne s'élève jamais à plus d'un décimètre au-dessus du sol. A sa partie inférieure, il s'amincit progressivement ou brusquement en une racine pivotante ramifiée à l'extrémité. La partie supérieure, celle qui porte les 2 feuilles, est d'aspect variable ; tantôt elle apparaît arrondie, plate comme une table, mais toujours nettement séparée en 2 parties par un sillon diamétral ; tantôt, par suite d'un redressement réciproque

de chacun de ces lobes, comme une gueule béante (VII), tantôt sous une forme irrégulière et mal définissable. La surface est dure et crevassée, comme la croûte d'un pain très cuit. Elle est marquée de sillons assez irrégulièrement concentriques, disposés en 2 systèmes semi-circulaires correspondant à chacun des lobes du tronc (Voir la figure VII). Du plus extérieur de ces sillons, sortent, de chaque côté, les feuilles. Elles sont au début de forme linéaire ; puis elles s'élargissent, tandis que le tronc grossit ; et, en même temps, elles se découpent en multiples lanières qui étendent sur le sol leurs longs rubans enroulés et frisés.

Ces feuilles sont aplaties, épaisses, coriaces, bleu-vertes à la partie supérieure, d'une teinte vert clair mêlée de brun rouge à la partie inférieure ; elles ne tombent jamais et ne sont jamais remplacées, quel que soit l'âge de la plante.

Par les feuilles, ou mieux par le sillon où elles prennent naissance, le tronc est partagé en hauteur en deux parties : une partie supérieure répondant à la tige proprement dite, et une partie inférieure, dressée, produite par l'hypertrophie de l'axe hypocotylé. La partie supérieure porte un nombre, croissant avec l'âge, de côtes concentriques, dont les plus extérieures, les plus nettes, sont les plus jeunes, tandis que les plus internes plus ou moins effacées, sont les plus vieilles. C'est entre ces côtes que sont situés les sillons mentionnés plus haut ; c'est dans les plus jeunes de ces derniers qu'apparaissent les inflorescences (schéma IX, pl. 32).

Appareil reproducteur de Welwitschia mirabilis
(Fig., pl. 33)

Les fleurs sont unisexuées par avortement de l'un des sexes, mais elles ont une organisation hermaphrodite.

Les inflorescences forment des châtons à 4 arêtes portés sur des pédoncules courts et plus ou moins rameux. Les châtons sont constitués par des bractées opposées par deux et décussées, portant des fleurs à leur aisselle.

Les châtons mâles et femelles se ressemblent extérieurement, mais les premiers sont beaucoup plus petits.

Ces châtons laissent leur cicatrice sur les diverses côtes saillantes successives du plateau qui constitue le sommet de la tige, sous forme de petites alvéoles circulaires.

Inflorescence mâle

Les fleurs mâles du *Welwitschia mirabilis* sont portées sur des cônes ou châtons tétragones (fig. I), longs, en général, de 2 à 4 cm. et larges

de 6 à 10 millimètres. Ces cônes se composent d'un axe portant des bractées étroitement serrées, imbriquées, opposées 2 à 2 en paires alternes. Les bractées de chaque paire sont connées, c'est-à-dire soudées ensemble à la base, leur sommet est un peu anguleux et elles sont fortement carénées, de sorte que toutes ces bractées emboîtées déterminent, par suite de la superposition régulière de leur carène, les 4 arêtes longitudinales du cône tétragone. C'est dans l'aisselle de ces bractées (sauf pour celles de la base et du sommet qui sont stériles) que se trouvent les fleurs, une par aisselle. Chaque fleur mâle est un peu comprimée dans l'aisselle de la bractée-mère (fig. II). Chaque fleur mâle comprend 4 verticilles successifs, de signification très discutée (fig. III, IV, V).

Le verticille inférieur (I des fig. II, III) est représenté par 2 petites bractées scarieuses pliées en gouttière, et, au moins à la base, souvent connées sur leurs bords antérieurs. Le deuxième verticille (II des fig. II, III, IV, V) est également scarieux ; il est représenté par une collerette allongée que terminent 2 dents larges et courtes situées dans le plan radial ; par suite, elle semble formée de 2 bractées longuement connées, l'une antérieure, l'autre postérieure. Le troisième verticille (III) affecte également l'aspect d'une collerette, mais celle-ci porte à son bord libre 6 appendices dressés, régulièrement espacés, terminés chacun par une anthère triloculaire : c'est le tube staminal. A l'intérieur de ce tube se dresse (verticille IV) un organe offrant l'aspect extérieur d'un ovaire, avec une partie renflée basale et un style tubulaire terminé par un stigmate papilleux en entonnoir. Dans l'ovaire, se cache un mamelon allongé, terminé en bec étroit et paraissant prolonger l'axe floral ; c'est un mamelon ovulaire, toujours complètement stérile, mais vestige suggestif, parlant en faveur d'un hermaphrodisme des fleurs chez les ancêtres immédiats du Welwitschia (cf. schéma fig. V).

Tels sont les 4 verticilles, tels qu'on peut les reconnaître après un examen sommaire.

Discussion de la valeur morphologique des pièces florales : 1° Fleur mâle

Ici, les conceptions des divers botanistes ayant étudié la question deviennent tout à fait variées. Les deux premiers verticilles (I et II) ont été considérés par la majorité des auteurs, et par les plus qualifiés, par Hooker, Strasburger, Bertrand, Eichler, Warming, Engler, Coulter et Chamberlain, comme représentant des pièces périanthaires. Lignier a récemment montré, par l'étude de leur vascularisation, que ces pièces sont homologues de feuilles profondément transformées. Le verticille (III) représente évidemment l'androcée ; toujours grâce à l'analyse anatomique de la vascularisation, Lignier le considère comme constitué de 2 feuilles, microsporophylles spécialisées, portant chacune

3 anthères, mais devenues totalement concrescentes. Les divergences de vue s'accusent surtout pour l'interprétation du verticille (IV) ; chacun s'accorde à y reconnaître un vestige de gynécée ; mais quelle est sa valeur précise ?

Pour Hooker, Eichler, Warming, Bertrand, Engler, Coulter et Chamberlain, le verticille (IV) est simplement la partie *tégumentaire* d'un ovule unitegminé atrophié dont le mamelon central apiculé représente le nucelle : *théorie gymnospermique.* Pour d'autres : Strasburger, Parlatore, Wettstein, Lignier et Tison, le verticille (IV) représente un véritable ovaire, formé de feuilles carpellaires concrescentes, protégeant un ovule stérile, réduit au nucelle et orthotrope. La convergence dans l'aspect du gynécée atrophié des Welwitschia avec un véritable ovaire est incontestablement très frappante, mais, alors, il faudrait admettre, avec Lignier et Tison, que *la fleur de Welwitschia est une fleur de type angiosperme.*

Inflorescence femelle
(Fig. VI-VIII, pl. 33)

L'organisation générale des cônes femelles est la même que celle des cônes mâles, à cela près qu'ils sont moins allongés et beaucoup plus gros et renflés surtout à leur extrémité supérieure, que l'axe est lui-même bien plus charnu et que les bractées sont beaucoup plus grandes.

A l'aisselle de chacune de ces bractées existe une fleur unique. Mais chacune de ces fleurs ne comprend plus que 2 enveloppes : *une enveloppe externe* (verticille III, schéma VIII) appartenant au plan tangentiel et qui, dans le fruit, devient largement ailée dans ce plan ; *une enveloppe interne* renfermant, comme le verticille IV de la fleur mâle, un mamelon dressé, de nature ovulaire, mais fertile et formant une cellule-mère de sac embryonnaire vers sa base. Quant à cette enveloppe interne elle-même, elle se prolonge vers l'extérieur en un long tube effilé, dépourvu à son extrémité de disque stigmatiforme, et faisant saillie au-dessus du sommet de chaque bractée-mère. *Très exceptionnellement,* on a signalé (Lignier et Tison), au-dessous de l'enveloppe externe, 2 petites bractées scarieuses, correspondant sans doute au verticille (I) de la fleur mâle. Mais, le plus généralement, les verticilles (I) et (II) n'existent pas.

Interprétation de la valeur morphologique des pièces constituant la fleur femelle

Au point de vue de l'interprétation, les verticilles (I) et (II) (cf, schéma VIII), qui représentent le périanthe, sont avortés. Le verticille (II) correspond au tube de l'androcée de la fleur mâle. Quant au verticille (IV), il forme une enveloppe qui représente un carpelle, d'après la

théorie angiospermique, ou un simple tégument de l'ovule, d'après la théorie gymnospermique.

La formation du sac embryonnaire et la fécondation chez Welwitschia (Pl. 34)

Ces processus ont été étudiés par Pearson qui, le premier, dans un travail classique, a montré leur extrême singularité. La cellule-mère se distingue dès les premiers stades de la formation du nucelle ; c'est une cellule à noyau volumineux, dont la place reste fixe ; les tissus du nucelle se multiplient au-dessus d'elle et, dans l'ovule adulte, elle occupe, comme nous l'avons dit déjà, une situation très profonde. Le noyau de la cellule-mère se divise d'abord en 2, puis en 4, puis ainsi un très grand nombre de fois, jusqu'à la formation de 1.024 noyaux fils environ. Ces innombrables noyaux sont contigus dans le cytoplasme de la cellule devenue très grande ; mais aucun cloisonnement n'est encore indiqué (fig. I-VII).

Lorsque la division nucléaire est complètement arrêtée, les cloisons font alors leur apparition. Elles se forment avec beaucoup d'irrégularité, séparant, dans toute l'étendue du sac embryonnaire, les noyaux en petits groupes de 2, 3, 4, 5 ou 6.

Tout le sac se trouve ainsi divisé en un grand nombre de petits compartiments irréguliers renfermant chacun un nombre variable de noyaux (fig. VIII).

Des compartiments situés dans le quart supérieur du sac embryonnaire subissent une évolution très différente de ceux situés dans les trois quarts inférieurs.

Dans le quart supérieur, beaucoup de compartiments s'allongent dans la direction générale du sommet du nucelle (fig. IX), s'étirent en tubes qui vont ainsi cheminer lentement, à travers les tissus stériles du nucelle ; disons tout de suite que ces tubes (tubes embryonnaires de Pearson, tubes prothalliques de Lotsy) vont à la rencontre des tubes polliniques. Dans les trois quarts inférieurs, les compartiments subissent une toute autre évolution : leurs noyaux se fusionnent en masses irrégulièrement lobées (fig. X) ; leur cytoplasme devient le siège d'élaborations variées. Signalons tout de suite que ces compartiments plus ou moins dégénérés ne serviront qu'à la nutrition du futur embryon ; leur ensemble constitue ce que Pearson appelle le trophophyte.

Ajoutons que, originellement, tous les compartiments ont la même valeur, les compartiments supérieurs pouvant, dans des conditions exceptionnelles, dégénérer en un trophophyte, les compartiments inférieurs étant de même susceptibles, dans des conditions encore plus exceptionnelles, de donner naissance à des tubes fertiles. Ce n'est que

secondairement que les différents rapports de position déterminent la destinée différente des compartiments supérieurs et inférieurs.

Ceci étant donné, de quelle manière s'effectue la fécondation ? Les grains de pollen, très petits (de 47×35 μ) sont transportés des fleurs mâles aux fleurs femelles par l'intermédiaire d'un Hémiptère, *Odontopus sexpunctulatus* Lep., dont la présence est constante au voisinage des Welwitschia en fleurs. Les grains sont englués par une gouttelette liquide exsudée du tube micropylaire, puis pénètrent à l'intérieur de ce tube (fig. XI). Par un processus encore mal expliqué, ils tombent jusqu'au fond et vont s'accumuler au sommet du nucelle. On voit donc qu'en dernière analyse, l'orifice de communication entre le nucelle fertile et l'extérieur est encore bien ouvert puisque les grains de pollen pénètrent jusqu'au contact du nucelle, absolument comme chez toutes les autres Gymnospermes. Ce fait n'est pas en faveur de l'angiospermie des Gnétinées. Quoi qu'il en soit, les grains de pollen, accumulés sur le nucelle, germent en donnant des tubes polliniques qui s'enfoncent dans les tissus sous-jacents (fig. XII). Ils s'avancent à la rencontre des tubes embryonnaires. Lorsque, après un trajet plus ou moins long, 2 tubes se sont rejoints, la fécondation s'opère ; le noyau mâle se fusionne avec le noyau femelle. Mais, d'après Pearson, ce serait ici — singularité extrême — le noyau femelle qui pénétrerait dans le tube pollinique pour se confondre avec le noyau mâle ; le cytoplasme mâle entrerait donc dans ce cas en très grande partie dans la constitution du cytoplasme du zygote.

Ce point très curieux demanderait à être confirmé ; quoi qu'il en soit le zygote (fig. XIII) se divise en deux : la cellule inférieure forme le proembryon ; la cellule supérieure donne, par ses divisions, un suspenseur (fig. XIII). Le proembryon, porté par le suspenseur, plonge dans le trophophyte (fig. XIV) et se transforme peu à peu en embryon définitif.

Répartition géographique et mode de vie du Welwitschia

La répartition géographique (carte IX, pl. 33) des Welwitschia est extrêmement restreinte. La plante a été découverte par Welwitsch au Sud de l'Angola, dans une région désertique, mais peu éloignée de la mer, située entre Mossamédés et la frontière Nord de l'ex-Afrique occidentale allemande. Elle a été trouvée ensuite beaucoup plus au Sud, donc dans cette dernière colonie, en plein pays hottentot, sur un plateau pierreux assez élevé, mais peu éloigné de la mer, sur la route principale conduisant de l'ancienne enclave anglaise de Walfish bay vers l'intérieur du territoire ex-allemand. Une station du chemin de fer qui suit cette route porte même le nom de « Welwitsch » à cause des nombreux *Welwitschia* croissant dans le voisinage. Cette station a

été beaucoup mieux explorée que la précédente. Dans cette région, la rivière Swakop ou Souachoud a creusé son lit à une grande profondeur, dans un haut plateau dont les abrupts la dominent d'environ 150 mètres. En s'élevant au-dessus de la vallée, on laisse vite au-dessous de soi toute végétation verte, puis, même, toute végétation phanérogamique et, en arrivant au sommet du plateau, on aperçoit pour la première fois les *Welwitschia*. Aucune autre phanérogame n'est visible et le spectacle des masses informes des troncs et des feuilles contournées en tous sens, se détachant sur le sol aride du plateau, éblouissant au soleil, est — disent les explorateurs — indescriptible.

Pour prospérer dans ces lieux aussi desséchés, le Welwitschia doit être hautement adapté ; de fait, cette plante est considérée parfois comme la plus xérophyte de tout le règne végétal. Cette adaptation semble résider surtout dans la longueur de la racine qui peut aller prendre, à de grandes profondeurs, contact avec l'humidité du sous-sol. De fait, le Welwitschia n'existe que sur des plateaux désertiques assez peu étendus et dominant, à peu de distance, des régions moins stériles. Une autre particularité de la répartition de cette plante est de n'exister qu'au voisinage de la mer ; Baum, traversant en 1903 la première station du Sud de l'Angola, nous apprend que la limite orientale des Welwitschia coïncide avec la limite orientale des nuées venues de la mer. De nombreux observateurs ont signalé des faits de cet ordre ; et tous les explorateurs ayant traversé des régions à Welwitschia insistent sur les *extraordinaires rosées* nocturnes qu'ils ont rencontrées « nous enveloppant », écrit Anderson, « comme d'un nuage opaque et saturant instantanément d'eau jusqu'à la moindre fibre de nos vêtements ». Mais toute l'humidité s'infiltre immédiatement dans le sol et les premiers rayons du soleil en font disparaître toute trace. On comprend que les longues racines soient ici d'une particulière utilité.

Le climat spécial conditionne aussi la multiplication des individus. Les semences sont, chaque année, formées en grande quantité et dispersées par le vent grâce à leur tégument ailé ; dans les années courantes, l'humidité est insuffisante pour assurer la germination ; c'est seulement quand de grandes pluies, comme Chapman en a noté une fois en 10 ans, sont tombées, que les semences ayant résisté à l'action successive des coups de soleil brûlants et des rosées, peuvent germer dans une fente de rocher ou dans un creux de sable.

FAMILLE DES GNÉTACÉES

Cette famille comporte un seul genre : le genre Gnetum. Toutes les espèces sont tropicales.

Caractères généraux des Gnétacées

On retrouve chez ces plantes les caractères qui ont motivé la formation du groupe des *Sacovulées* parmi les Gymnospermes, c'est-à-dire qu'il existe autour de l'ovule une enveloppe complète se prolongeant en un tube au sommet. Cette enveloppe a été interprétée, rappelons-le, de diverses manières : tégument de l'ovule ou bien ovaire. Quoi qu'il en soit, elle joue le rôle protecteur d'un ovaire. Il n'existe cependant pas de stigmate. C'est un acheminement vers les Angiospermes et un caractère qui différencie bien ces plantes des autres Gymnospermes : Conifères, Cycadées, Cordaïtées. Nous avons rencontré déjà un tel acheminement vers l'angiospermie chez les Bennettitées.

On trouve un autre caractère de transition marquée dans la structure du bois secondaire ; il renferme à côté des fibres aréolées typiques des Gymnospermes, des sortes de vaisseaux plus gros, généralement ponctués et réticulés, à cloisons obliques perforées. Il y a donc plus grande différenciation du bois secondaire et tendance aux vrais vaisseaux permettant une circulation de la sève plus facile. Le nombre des espèces du genre Gnetum est encore assez mal connu.

Karsten en compte 22, au moins, dans le monde, dont 13 espèces dans l'Asie tropicale (Archipel de la Sonde) : 12 lianes et 1 arbre, le *Gnetum Gnemon :*

7 espèces en Amérique ;

1 espèce dans les îles du Pacifique ;

2 espèces lianoïdes en Afrique : *Gnetum Bucholzianum* (Cameroun) et *Gnetum africanum,* près de la côte de Saint-Paul de Loanda (Angola).

— Ces plantes ont fait l'objet de travaux récents de Karsten (1893) et de Lotsy, après un séjour de ces savants à Buitenzorg (Java).

Appareil végétatif des Gnétacées. — Morphologie externe et anatomie

Port: ce sont, soit des *arbustes,* soit des *arbres* (*Gnetum Gnemon*), soit des *lianes* (*G. latifolium, G. africanum*).

Il faut noter que le *G. Gnemon* est cultivé dans quelques pays tropicaux (notamment en Afrique) à cause de ses fruits, consommés par les animaux.

Feuilles. — Elles sont larges, opposées par 2, à nervation pennée et rappellent beaucoup les types de feuilles des Dicotylédones (fig. I, pl. 35). Deux verticilles successifs de feuilles sont situés dans deux plans perpendiculaires.

Dans les formes dressées, arborescentes, toutes les feuilles sont semblables, mais, dans les formes grimpantes, il existe une hétérophyllie

très marquée : les feuilles des axes indéfinis sont réduites à des écailles opposées ; seuls les rameaux courts, à croissance limitée, sont adaptés à la photosynthèse par les feuilles typiques qu'ils portent.

Rameaux et feuilles de Gnetum latifolium (fig. I, pl. 35)

Rameau indéfini I, avec une paire de feuilles écailleuses *e*, dont se détachent 2 rameaux définis A et B (l'un seul est figuré : A) porteur de feuilles assimilatrices et terminé par une inflorescence mâle.

Anatomie de la tige

Il faut considérer la structure primaire et la structure secondaire.

a) *Structure primaire.* — La tige primaire montre, en section transversale, une écorce, un cercle de faisceaux libéro-ligneux typiques, une moelle axile. Nous envisagerons successivement chacun de ces éléments.

L'écorce est constituée par un *parenchyme* de cellules à parois minces ; dans cette masse fondamentale, on rencontre quelques *fibres sclérifiées* et des *laticifères*. Ces laticifères, formations remarquables chez les Gnétinées, naissent par la fusion des cellules parenchymateuses différenciées, par allongement et sériation, au voisinage du point végétatif. Ils ne se ramifient jamais. Les *faisceaux libéro-ligneux* sont en nombre excessivement variable, pouvant aller de 12 à 20. Le protoxylème comprend des vaisseaux spiralés ou annelés, et le métaxylème quelques vaisseaux réticulés communiquant (comme c'est aussi le cas chez Ephedra) par une série de larges perforations alignées sur la cloison oblique. Le *liber* comprend des alignements réguliers de tubes criblés typiques. Les *rayons médullaires* séparant les faisceaux sont constitués de cellules parenchymateuses allongées radialement et la *moelle*, de cellules de même type, mais allongées suivant l'axe, et lignifiées au voisinage des faisceaux.

b) *Structure secondaire.* — *L'écorce* se sclérifie. Mais les modifications les plus importantes sont celles affectant le système vasculaire. L'assise génératrice paraît se comporter suivant les cas de manières différentes, mais le déterminisme de ces comportements divers n'est absolument pas connu. Dans certains cas, les couches libéro-ligneuses sont produites avec la plus grande régularité par la même assise cambiale, suivant le type général de l'épaississement secondaire. Ce cas paraît toujours réalisé chez les Gnetum arbustiformes tels que le *Gnetum Gnemon*. Dans d'autres cas, l'assise génératrice, après un certain temps de fonctionnement, s'arrête, disparaît et se trouve suppléée par une nouvelle assise apparaissant plus extérieurement dans l'écorce, C'est une coupe transversale de tige représentant ce mode aberrant de croissance secondaire qui est schématisée (fig. II, pl. 35).

Puis cette seconde assise génératrice peut disparaître à son tour et une troisième se développera encore plus extérieurement et donnera un troisième cercle de faisceaux libéro-ligneux. Ce type de croissance, déjà rencontré chez les Cycas, existant aussi chez les Ménispermacées, a été, pour la première fois signalé par de Bary chez *Gnetum scandens* (lianiforme); une autre espèce grimpante, *Gnetum africanum,* étudiée récemment par Duthie, a montré un mode banal de croissance secondaire.

Le bois secondaire est formé de fibres aréolées interrompues par de nombreux vaisseaux réticulés ou ponctués. Ces vaisseaux ne sont pas rigoureusement « parfaits » ; ils sont toujours unis bout à bout par des cloisons obliques, mais ces cloisons sont néanmoins perforées par une série de trous arrondis, parfois par un large orifice, dispositifs réalisant la continuité vasculaire sans la disparition totale des cloisons unissantes. Sur une coupe transversale, ces vaisseaux ont un diamètre supérieur à celui des fibres. Il existe enfin un parenchyme ligneux comportant des cellules à oxalate de calcium. Nous constatons donc une évolution sérieuse vers l'hétérogénéité du bois. Le liber secondaire ne présente pas de caractères particuliers. Enfin, la moelle possède, avec des laticifères, des sclérites ramifiés dans la région des nœuds.

Feuilles. — Nous ne retrouvons pas ici le *péridesme* ou tissu de transfusion qui existe chez les autres Gymnospermes dans la méristèle foliaire. C'est encore une transition avec les Angiospermes vrais ou stigmatés.

Appareil reproducteur des Gnétacées
(Fig., pl. 35 et 36)

Les inflorescences mâles et femelles sont des épis portés par des axes plus ou moins ramifiés, naissant, soit des rameaux indéfinis à l'aisselle de feuilles écailleuses, soit sur des rameaux définis, à leur extrémité ou à l'aisselle de feuilles végétatives ou même de feuilles écailleuses.

Chaque épi porte toute une série de bractées opposées, devenues entièrement concrescentes ; en d'autres termes, l'axe de chaque épi porte, à intervalles réguliers, plus ou moins rapprochés, toute une file de cupules résultant de la soudure de bractées opposées. C'est dans ces cupules que se trouvent les fleurs mâles et femelles.

Inflorescences mâles (pl. 35, fig. III à IX)

Dans les inflorescences mâles, les cupules sont tellement rapprochées que les bords de l'une recouvrent le fond de la suivante ; elles sont imbriquées et l'axe reste caché sur toute la longueur de l'épi fertile.

Chez le *Gnetum Gnemon* seulement, on rencontre une exception à cette règle, les cupules sont moins serrées, et, entre chacune d'elles, apparaît une petite partie de l'axe fertile. Dans la cavité des cupules, les fleurs mâles sont nombreuses, elles sont disposées en rangées plus ou moins concentriques dont le nombre varie de 2 à 5, ce qui équivaut à 30 ou 40 fleurs mâles. Elles sont donc fortement serrées les unes contre les autres dans le petit espace de la cupule. Le fond de celle-ci porte de nombreux poils, formés d'une seule file de cellules sortes de paraphyses, qui s'insinuent entre toutes les fleurs mâles.

Chaque fleur mâle elle-même est composée de 2 parties (fig. VI à IX) :

a) *Un périanthe,* formé par la concrescence précoce de 2 petites pièces ayant une valeur foliaire. Chez le *Gnetum Gnemon,* cette concrescence n'est pas totale et le périanthe est encore nettement bilobé ; mais, chez la plupart des autres Gnétacées, *Gnetum latifolium,* par exemple, la soudure est totale et le périanthe forme un tube continu ;

b) *Une étamine* (fig. VII), formée d'un filet dressé portant une anthère double. Ce filet lui-même porte souvent, sur chacune de ses faces, un profond sillon longitudinal qui lui confère, comme à l'anthère, un aspect double. On peut donc admettre, avec Wordsell, que l'étamine des *Gnetum* est formée de 2 sporophylles, c'est-à-dire de 2 feuilles transformées en vue de la production des microspores ou grains de pollen, devenues concrescentes. Par toutes ces particularités, la fleur mâle offre donc un type encore très primitif, contrastant avec les autres caractères, apparemment plus évolués, des Gnetum.

Inflorescences femelles (fig. X-XV, pl. 35)

Dans les inflorescences femelles, les cupules sont toujours beaucoup plus espacées que dans les mâles. Chaque cupule ne porte qu'un verticille de fleurs femelles dont le nombre total varie ainsi de 6 à 10.

Chaque fleur femelle est constituée de 3 enveloppes entourant un nucelle. L'enveloppe interne peut être considérée comme le tégument de l'ovule. Elle fait saillie au dehors en un tube étroit, souvent divisé à son orifice en fines lanières retournées, lui conférant une allure de stigmate.

Théorie de la gymnospermie vraie

D'après cette théorie, la première enveloppe équivaudrait à un tégument de l'ovule ; les 2 enveloppes externes seraient périanthaires. C'est l'interprétation de Lotsy (1899). Mais, pour Strasburger (1872) et Karsten (1893), les 3 enveloppes constitueraient 3 téguments successifs.

Théorie de la gymnospermie vraie

D'après Eichler (1864) et Blume (1848), la première enveloppe serait un tégument interne, la seconde, un tégument externe, et la troisième,

un ovaire formé par la réunion de carpelles. Mais, pour Beccari, ce serait la première enveloppe qui constituerait un ovaire, la seconde serait l'homologue du cercle staminal des Welwitschiacées, et la troisième serait périanthaire.

La présence de 2 téguments dans l'ovule (interprétation d'Eichler) est un caractère de haute différenciation qui accuserait encore la transition avec les Stigmatées.

Lors de la *maturation* de la graine, le tégument, sans se transformer d'une façon appréciable, se maintiendra, autour de l'amande, à l'état de fine membrane. L'enveloppe périanthaire interne se transformera en une coque dure. Quant à l'enveloppe externe, elle deviendra charnue, succulente, et, malgré les éléments sclérenchymateux qu'elle renferme, sera mangée par les animaux. Ajoutons que cette enveloppe externe, à l'état mûr, est toujours très vivement colorée.

Processus intimes de la sexualité chez le Gnetum

Après avoir indiqué les modifications des enveloppes, au cours de la maturation, il faut maintenant étudier les changements survenant à la suite de la fécondation dans le nucelle. C'est l'étude importante des *processus intimes de la sexualité chez le Gnetum*, faite surtout par Karsten et Lotsy pendant des séjours de ces deux savants à la station de biologie végétale de Buitenzorg (Java), qui va nous montrer ce fait curieux et très particulier que les archégones manquent dans le prothalle femelle.

On a pris pour type le *Gnetum Gnemon* (fig., pl. 36). A la suite de divisions répétées, la cellule-mère du sac embryonnaire donne naissance à une formation complexe, sac embryonnaire ou *prothalle* différencié, comme celui des Welwitschia, en 2 régions distinctes ; ce prothalle est situé très profondément dans le nucelle. Il comprend une partie supérieure et une partie inférieure séparées l'une de l'autre par une constriction très marquée (fig. II, III, IV). La partie inférieure est formée de petites cellules polyédriques, uninucléées, étroitement serrées les unes contre les autres en un tissu compact ; ce tissu joue un rôle nutritif, il servira à la nourriture des futurs embryons. La partie supérieure, plus volumineuse, n'est pas divisée en cellules : c'est une masse unique de cytoplasme, lacuneuse, vacuolaire au centre, dense à la périphérie où se trouvent un grand nombre de noyaux libres formant une couche pariétale assez régulière. Chacun des noyaux libres pariétaux peut être considéré comme un pronucleus femelle (oosphère).

C'est ce que nous montre bien l'étude de la fécondation. Un sac embryonnaire peut être touché par un ou plusieurs sacs polliniques (III).

Les 2 noyaux sexuels mâles émis par chacun de ces tubes vont l'un et l'autre se fusionner avec deux des noyaux pariétaux femelles. De cette union résulte un zygote, de sorte que chaque tube pollinique détermine la formation de 2 zygotes. C'est l'ébauche de la double fécondation qui va devenir la règle chez les vrais Angiospermes ou Stigmatées. Le noyau zygotique est beaucoup plus volumineux qu'un pronucléus ; il s'entoure d'une zone dense de cytoplasme, autour de laquelle se différencie une mince paroi cellulosique (fig. III).

Ainsi constitués, ces zygotes germent pour former l'embryon. Ils émettent chacun un long tube qui va rejoindre le tissu nutritif de la zone inférieure (IV) ; ce tube ou suspenseur pénètre à l'intérieur de ce tissu, son extrémité se clive à plusieurs reprises (V) et devient l'ébauche embryonnaire qui grandira à mesure que fondront les cellules nourricières environnantes. Cette partie terminale qui formera l'embryon, s'isole du reste par une cloison.

Les processus cytologiques de la sexualité chez le *Gnetum* ressemblent à ceux du *Welwitschia ;* mais, chez cette dernière plante, les pronucléus femelles émettent un tube qui se dirige vers le tube pollinique. Cette différence n'est peut-être pas absolue ; Lotsy a observé, en effet, au cours d'une étude demeurée incomplète sur le développement du sac embryonnaire chez *Gnetum Ula* (VI), les faits suivants : l'organe comprend, comme chez les autres *Gnetum,* 2 régions : une, inférieure, à tissu compact et à rôle nourricier ; une, supérieure à rôle sexuel. Mais, dans ce cas, les noyaux de cette zone, au lieu de rester libres, sont entourés par une auréole cytoplasmique limitée par une membrane. Or, ces petites cellules fertiles, qui forment un tissu très lâche, paraissent se ranger, à un moment déterminé du développement, en tubes flexueux plus ou moins allongés. Ces curieuses cellules tubuleuses ont été d'abord considérées par Lotsy comme des embryons parthénogénétiques. Puis, sous l'influence de Pearson, on tendrait maintenant plutôt à considérer ces éléments comme les homologues des tubes embryonnaires de Welwitschia. Mais, cette homologie, qui démontrerait les grandes affinités des genres *Welwitschia* et *Gnetum,* aurait besoin, pour être convaincante, d'être basée sur des recherches plus complètes.

Résumé des caractères des Saccovulées ou Gnétales

— Tige simple ou ramifiée.
— Hétérogénéité marquée du bois secondaire.
— Absence de tissu de transfusion dans les feuilles.
— Feuilles opposées et non divisées.
— Fleurs unisexuées ou apparaissant faussement hermaphrodites

avec des enveloppes florales protégeant l'ovule. Certaines de ces enveloppes sont considérées comme des carpelles formant un ovaire clos (sujet à interprétation).

— En tous cas, l'ovule est protégé.

— Fleurs réunies en inflorescences et plus ou moins recouvertes de bractées.

— Fleurs femelles avec ovule dressé.

— Appareils de fécondation assez divers : absence d'archégones chez le *Welwitschia* et les *Gnetum* (rapprochement avec les Stigmatées) ; par contre : existence d'archégones chez les *Ephedra.*

— Absence de canaux résinifères, mais existence de canaux laticifères chez les *Gnetum* et de canaux sécréteurs chez le *Welwitschia.*

Origines et affinités des Gnétales

L'origine des Gnétales est très obscure. Nous ne possédons pas sur ce sujet de documents paléontologiques. Il est clair que le genre *Ephedra* est plus étroitement relié aux autres Gymnospermes que les genres *Welwitschia* et *Gnetum,* et que c'est aux Conifères et particulièrement aux Cupressées qu'il paraît le plus raisonnable de les rattacher. Il est évident, par ailleurs, qu'*Ephedra* ne peut être séparé de *Welwitschia* et de *Gnetum.*

Ces deux derniers genres ont beaucoup de caractères communs avec le genre *Ephedra,* mais, ils ont beaucoup plus de caractères communs entre eux, et ils ont avancé beaucoup plus loin dans l'apparition de caractères communs avec les Angiospermes. Il ne serait pas juste de considérer ces 3 genres comme formant une série continue ; ils semblent, au contraire, dériver de quelque souche commune dont ils ont plus ou moins divergé.

Ces considérations ont amené beaucoup d'auteurs à répartir les Gnétales en 2 sous-familles :

Gnétales ou *Saccovulées* { I) s. f. *Ephédroïdées* : g. *Ephedra.* ; II) s. f. *Gnétoïdées* { g. *Gnetum.* ; g. *Welwitschia.*

Les Gnetum paraissent plus avancés que toutes les autres Gymnospermes.

Il est remarquable que ce groupe des Gnétales, dans son ensemble, présente, d'une part des caractères de Gymnospermes, et, d'autre part, des caractères d'Angiospermes. C'est donc un groupe à caractères intermédiaires. Il n'est plus guère admis, cependant, que ce soit un groupe de *transition* des Gymnospermes aux Angiospermes et que celles-ci en soient directement dérivées.

Après l'étude cytologique du gamétophyte femelle et de la fécondation chez le *Gnetum*, Strasburger concluait déjà, en 1904, qu'il est impossible de faire dériver le sac embryonnaire des Angiospermes de celui des *Gnetum* et qu'il doit s'agir de *lignes phylétiques parallèles*. Il est possible que l'un et l'autre dérivent d'un groupe commun, hypothétique, qu'on a appelé les *Proangiospermes* (Saporta et Marion), ceux-ci seraient dérivés eux-mêmes des *Bennettitales*. Les Proangiospermes seraient à la base du tronc Angiospermes, comme du tronc Gnétales.

Il n'y a pas, en effet, de transitions suffisantes entre les Bennettitales et les Gnétales, d'une part, et les Bennettitales et les Angiospermes, d'autre part, pour qu'on puisse admettre une filiation immédiate ; elle ne peut être que médiate, avec un hiatus que l'on comble par l'hypothèse des Proangiospermes.

Caractéristiques probables des Proangiospermes

On devait y trouver un bois centrifuge formé de trachéides, d'abord scalariformes puis aréolées et dépourvu de vaisseaux véritables. Il devait y avoir encore du *protoxylème centripète*, mais peut-être seulement dans les méristèles foliaires et correspondant au tissu de transfusion. La disposition des feuilles devait être spiralée. Les *rameaux reproducteurs* devaient être simples, gros, à phyllotaxie spiralée, terminés chacun par une grosse fleur à phyllotaxie également spiralée dans toutes ses parties et couverte, sur sa base, d'appendices réduits à l'état de bractées. Les *fleurs* comprenaient peut-être déjà un périanthe par spécialisation des bractées supérieures, un androcée subterminal et un gynécée terminal. *L'androcée* devait être formé de microsporophylles filicéens isolés sur la spire génératrice, avec sporanges, ou, peut-être, plutôt *synanges*.

Les grains de pollen devaient être pluricellulaires, probablement même avec des anthérozoïdes. En tous cas, ils devaient germer dans la chambre pollinique. Dans le *gynécée*, il devait y avoir des macrosporophylles réduits déjà en cornet mais non encore fermés vers le haut. Les *ovules* devaient être tégumentés, pourvus d'une chambre pollinique productrice d'une goutelette micropylaire avec un prothalle à caractères cycadéens (proembryon). Les *graines* devaient être sans albumen, avec un embryon dicotylédoné.

La place des Gnétales dans la classification a fortement embarrassé les botanistes, précisément parce que leurs caractères sont intermédiaires entre les Gymnospermes et les Angiospermes. Si une opinion longtemps classique en a fait des Gymnospermes, celle qui tend à prévaloir actuellement chez quelques botanistes les rattache aux Angiospermes.

Cette tendance résulte des recherches embryogéniques et des notions qu'imposent de remarquables découvertes paléontologiques récentes.

On rapproche donc actuellement les Gnétales des Angiospermes avec des arguments et des conceptions très variés :

Soit en en faisant un *terme de passage* des Gymnospermes aux Angiospermes (ex. Lindley, Strasburger, Wettstein, Chodat, etc.). C'est ainsi que pour v. Wettstein les *Ephedra* se relient aux *Casuarina* (Apétales) et par là aux Angiospermes, tandis que pour G. Karsten, c'est par le type floral du *Gnetum Gnemon* que se fait le passage aux Angiospermes polycarpiques ;

Soit en en faisant un groupe dérivé des Gymnospermes *parallèlement* à celui des Angiospermes (ex. Lotsy, Coulter et Chamberlain) ;

Soit en les considérant comme des Angiospermes ou branche dérivée de ceux-ci (Hallier, Arber et Parkin, Sargant, Lignier). Lignier fut le grand tenant en France de cette théorie : pour lui, le *Welwitschia* se rattache aux premières Angiospermes actuellement disparues. Il appartient à un *phyle latéral très spécialisé*. Les caractères de ce phyle le rapprochent beaucoup des Amentales (Apétales) qui feraient peut être partie du même phyle latéral.

D'autres auteurs, recherchant surtout leur ancestralité, les font remonter aux Cordaïtes ou surtout aux *Bennettites* (Wieland, Wordsell, Hallier, Arber et Parkin, Scott). Toutefois, la plupart de ces auteurs ne les considèrent, en somme, eux aussi, que comme une branche latérale détachée de la base du tronc angiospermique avant sa complète caractérisation (cas exprimé par le schéma pl. 37). Rares sont les botanistes qui considèrent les Gnétales comme des Angiospermes vraies (L. de Jussieu, Hallier, Lignier et Tison).

QUELQUES CONSIDERATIONS DE PHYLOGENIE ET DE PALEOPHYTOGEOGRAPHIE

Descendance des Gymnospermes
(Schéma pl. 37)

Le groupe des Gymnospermes, par le mode de reproduction de ses représentants et par la structure de leur appareil végétatif, se distingue nettement du groupe végétal qui le précède dans la classification, celui des Cryptogames vasculaires.

C'est pourtant dans ce groupe qu'il faut rechercher l'origine des Gymnospermes. Ce sont les plantes fossiles qui pourront nous donner la solution du problème.

Chez une *Lycopodinée fossile,* le *Lepidocarpon* (fig., pl. 1), la macrospore reste incluse dans le macrosporange et s'y développe après fécondation. C'est déjà une ressemblance avec les Endoprothallées (Phanérogames).

On sait, d'autre part, que les *Ptéridospermées* ou *Cycadofilicinées* constituent un grand groupe à caractères intermédiaires entre les Filicinées et les Cycadinées : port de Fougères, présence de bois primaire centripète dans la tige, comme chez les Fougères ; d'autre part, structure secondaire de Gymnospermes (trachéides à ponctuations aréolées) et graines analogues à celles des Gymnospermes. Tout cela conduit naturellement à penser que les Gymnospermes dériveraient des Fougères par l'intermédiaire des Ptéridospermées. Toutefois, on ne connaît pas de fougères hétérosporées fossiles, ce qui laisse la dérivation des Gymnospermes à partir des Filicinées bien hypothétique. Par ailleurs, il n'est pas douteux que les Cycadales actuelles descendent des Cycadofilicinées.

Les Cycadofilicinées ou Ptéridospermées (paléozoïques) donnent les *Bennettitales* (mésozoïque). On a suivi les Bennettitales jusqu'à la fin du Paléozoïque.

Si la relation entre Bennettitales et Ptéridospermées est évidente, il n'en est pas de même de la relation entre *Bennettitales* et *Cycadales.*

Première hypothèse : Ou bien les Bennettitales et les Cycadales se sont différenciées très tôt d'un tronc commun provenant des Ptéridospermées (Cycadofilicales) ;

Deuxième hypothèse : Ou bien les Cycadales se sont différenciées à partir des Bennettitales.

Les documents paléontologiques indiquent que les Cycadales sont plus jeunes que les Bennettitales et étaient représentées d'une façon moins abondante pendant le Secondaire.

En conséquence, la dernière hypothèse (descendance des Cycadales à partir des Bennettitales) est peut-être la plus plausible. Il est d'ailleurs probable qu'on a dû rapporter aux Ptéridospermées des Bennettitales et que ce que l'on appelle ainsi (Ptéridospermées) est en partie un complexe des 2 catégories.

N. B. — Le schéma de la pl. 37 tient compte des 2 hypothèses.

Il est possible que les Natrices (Cycadofilicales, Cycadales) se relient aux Vectrices (Conifères) par les *Cordaïtales,* plantes fossiles. Les feuilles des Cordaïtales ont, en effet, un limbe plat, à nervures parallèles ayant la même structure que celles des Cycadales : le bois, dans la feuille, se compose de 2 faisceaux, l'un normal et l'autre inverse. Tout porte à croire que ces plantes étaient elles-mêmes natrices.

Des Cordaïtales seraient sorties les Ginkgoales (Natrices) et les Coniférales (Vectrices). Les Ginkgoales ont donc cette infériorité d'avoir retenu le caractère *natrice.* Le caractère microphyllique, qui est celui de tant de Conifères, serait le résultat de la réduction de la feuille en corrélation avec la ramification plus grande de la tige et une meilleure adaptation aux conditions de la vie en pays sec.

Les Ginkgoales et les Coniférales étaient bien représentées dans le Secondaire ; *l'Ere des Conifères* s'étend du début du Secondaire à la fin du Jurassique, ou plutôt, du Carbonifère moyen et supérieur jusqu'au Crétacé.

Les Ginkgoales ne formèrent jamais un grand groupe et il n'en est resté qu'un genre unique, le Ginkgo, dans la flore actuelle ; il a gardé le caractère natrice des Cordaïtales tandis que les Coniférales l'ont perdu.

Les Coniférales ont commencé leur différenciation extensive pendant le Secondaire, ce qui a donné les tribus actuellement représentées par les types : *Pinus, Sequoia, Araucaria, Cupressus, Taxus* (les *Cupressus* s'étant détachés des *Pinus*).

Les plus anciennement reconnues sont les *Pinus* et les *Araucaria* et leur séparation remonte si loin que s'est posée la question de l'indépendance de leur origine. Les affinités entre les Araucariées et les Cordaïtales sont remarquables. Les Araucariées semblent servir de trait d'union entre les Cordaïtales et les autres Coniférales.

En tous cas, les autres tribus qu'on peut reconnaître dans la flore actuelle sont d'origine ultérieure : les Taxodiées et les Cupressées provenant des Abiétées secondaires (*Pinus*). Les Podocarpées sortent peut-être des Araucariées secondaires.

Quant aux Gnétales (cf. p. 129), leurs connexions sont tout à fait obs-

cures et on n'a pu faire à ce sujet que des tentatives d'hypothèses que nous avons rapportées antérieurement. Quoi qu'on ne les ait pas trouvées encore à l'état fossile, les formes très différenciées qu'elles montrent et leur distribution géographique très dispersée, indiquent une histoire remarquable. Les preuves semblent s'accumuler en faveur de leur descendance des Cupressées ou, du moins, de leur proche parenté avec cette tribu à l'origine.

D'autre part, on a admis l'hypothèse que les Gnétales ont formé un phylum séparé à partir d'un groupe hypothétique de Proangiospermes dérivé des Bennettitales ; de ces Proangiospermes serait sorti un autre phylum représentant les Angiospermes propremest dites (voir schéma, pl. 37).

Distribution paléontologique des Gymnospermes
(Schéma pl. 38)

Conifères. — Dès le *Permien,* on trouve des types paraissant se rattacher aux Araucariées : *Walchia.*

Pendant la plus grande partie de l'*ère secondaire* (du Trias au Crétacé inférieur), les Conifères sont encore représentés essentiellement par des types voisins des *Araucariées* (*Voltzia*) et par des formes, souvent dubitativement classées, parmi lesquelles se trouvent surtout des Abiétées.

Pendant la même période (Trias au Crétacé inférieur), les *Ginkgoales* sont représentées par des formes très voisines du *Ginkgo* actuel. Ces formes, qui ne comportent qu'un petit nombre de genres et d'espèces, étaient pourtant abondamment représentées dans les flores secondaires, dont elles constituent un élément caractéristique. Si on rattache à ces plantes des formes telles que les *Dicranophyllum,* on peut dire qu'elles étaient déjà représentées au *Permien* et au *Stéphanien.*

Dans le *Crétacé moyen, les Abiétées* (groupe Pin et Sapin) deviennent abondantes : les genres *Pinus* et *Cedrus* sont alors représentés par des cônes et des bois pétrifiés.

Après le *Crétacé moyen,* tout le *Tertiaire* et *l'époque actuelle,* les Abiétées sont devenues moins abondantes.

Les *Sequoia* (Taxodiées) apparaissent dès le Jurassique supérieur et sont assez abondantes durant le Crétacé. Les formes fossiles sont pratiquement identiques aux formes actuelles.

Les *Cordaïtales* sont du Carbonifère et du Permien, puis s'éteignent.

Le règne des Conifères s'étend depuis le Carbonifère moyen jusqu'au Crétacé moyen inclus.

Les *Ptéridospermées* sont du précarbonifère, du carbonifère, de la plus grande partie du Permien et s'éteignent ensuite.

Les *Cycadées* et les *Bennettitales* apparaissent au Permien et se continuent jusqu'à l'époque actuelle sous la forme Cycadée.

Pour étendre les notions de paléobotanique et de paléogéographie que nous venons d'acquérir à propos des Gymnospermes, à l'ensemble du globe et à l'ensemble des flores, nous allons esquisser la question suivante :

Coup d'œil paléogéographique sur l'évolution des flores à la surface du globe

Dès le milieu du *Primaire,* de grands végétaux chlorophylliens terrestres étaient répandus sur les continents.

C'est ainsi que des restes de *Ptéridophytes* ont été trouvés dès le *Silurien supérieur* dans l'Amérique du Nord (*Psilophyton, Annularia, Protostigma*).

Dès le *Carbonifère inférieur* et peut-être au *Dévonien,* on trouve des Conifères. Dès le Dévonien apparaissent les Ptéridospermées qui marquent les débuts des Gymnospermes.

La flore carbonifère est réputée pour sa richesse en Gymnospermes et en Filicinées :

a) *Gymnospermes : Ptéridospermées* (Fougères à graines) ; *Cordaïtales :* Plantes très généralement arborescentes , cependant, quelques types herbacés ont été trouvés (*Hymenophyllites* — rangés d'ailleurs aussi dans les Fougères) ;

b) *Filicinées :* Types arborescents, de formes étranges, vivant dans les marécages et les estuaires, qui n'ont guère survécu au Carbonifère : *Sphénophyllées* (on les rapporte soit aux Equisétinées, soit aux Lycopodinées) ; *Calamariées* (sorte de *Prêles* en arbre) ; *Lycopodiacées* arborescentes : *Lépidodendrées, Sigillariées,* etc. Enfin, aussi, des Fougères vraies de forme généralement arborescente à côté des Fougères à graines (Ptéridospermées).

Il faut bien noter que nous ne connaissons guère de la flore houillère que des *espèces propres aux lagunes tourbeuses,* par conséquent adaptées à un genre de vie très spécial. La flore des régions sèches ou montagneuses nous est totalement inconnue. Les lacunes de nos connaissances de cette flore sont donc évidentes.

A la fin du Carbonifère, la terre est partagée en trois grands continents :

Au Sud, le continent austral ou terre de la *Gondwana* (du nom d'une région actuelle de l'Inde, qui terminait cette terre au nord) ;

Dans l'Hémisphère Nord, se trouvaient 2 continents : *Nord-Atlantique* à l'Ouest, et *Sino-Sibérien* à l'Est. Ces 2 continents étaient séparés par un bras de mer répondant à la région de l'Oural.

Entre les 2 continents boréaux et le continent austral se trouvait la *Mésogée* ou Méditerranée centrale, appelée souvent la *Thétis.*

Sur le *continent de Gondwana,* vivait une flore de Fougères spéciales où dominaient les *Glossopteris, Gangamopteris* d'où le nom de *flore à Glossopteris,* très différente de celle qui peuplait alors les deux continents de l'Hémisphère boréal. Il y avait donc une différence de climat entre les deux hémisphères. Dans l'hémisphère Nord, les associations végétales des forêts carbonifères conduisent à l'idée d'un climat tropical ; dans l'hémisphère Sud, au contraire, on constate une grande extension des formations glaciaires dans l'Inde, l'Afrique du Sud et l'Amérique du Sud ; le fait des glaciers s'y substitue au fait de la houille. La glaciation subie y fut aussi importante que celle du Quaternaire. Tandis que l'Afrique centrale était recouverte d'un *inlandsis,* témoignage d'un climat polaire, le Spitzberg portait, au carbonifère ancien, toute la flore tropicale des gisements houillers.

La « flore à Glossopteris » règne pendant la fin du Carbonifère, le Permien et le Trias.

Pendant l'époque primaire, jusqu'aux plissements hercyniens, le climat était uniforme sur le globe, car l'on trouve les mêmes Fougères arborescentes, que ce soit au Spitzberg ou dans l'Afrique du Sud ; ce climat était de caractère tropical sur toute la terre.

Il n'en fut pas de même après les plissements hercyniens : des glaciers s'établirent, ainsi que nous venons de le dire, sur les hautes montagnes du continent de la Gondwana et, alors, la flore devient différente, c'est le règne de la « flore à *Glossopteris* ».

Puis le climat reprit son uniformité sur le globe, du Trias au Jurassique inclus. Aussi la flore paraît-elle avoir été la même aux diverses latitudes.

Les grands Ptéridophytes disparaissent et des Conifères rappelant les types actuels s'y substituent en importance dans la flore, c'est le règne des Conifères.

A partir du *Crétacé,* la différenciation des climats va s'ébaucher d'abord, puis devenir de plus en plus manifeste dans le Tertiaire et jusqu'à nos jours. La température s'abaissera de plus en plus de l'Equateur vers les pôles.

L'événement considérable du Crétacé est l'apparition, puis l'invasion, au début du Crétacé supérieur (Cénomanien), des *Angiospermes.* Ce serait donc au Crétacé moyen que les Angiospermes nettement caractérisées auraient apparu.

Nous avons vu, par ailleurs, que des précurseurs de ces plantes ont été découverts dans le Médio-Jurassique : les Caytoniales ; mais, elles étaient d'un type extrêmement particulier et ne rappellent les Angiospermes que par leur carpelle clos et stigmaté, tandis qu'elles avaient sans doute des feuilles de Fougères. Elles ne se rattachent pas *directe-*

ment aux Angiospermes et n'ont pas pu faire partie d'un même phylum.

Le vrai type d'Angiospermes n'apparaît bien qu'au Crétacé; il devait avoir des fleurs périanthées à un grand nombre de carpelles et un grand nombre d'étamines, le tout en ordre spiralé. C'étaient d'abord les *Proangiospermes* dont on a dû proposer le groupe hypothétique, et, enfin, les Angiospermes. Ces Angiospermes ne présentaient une réelle abondance qu'au Crétacé moyen (Aptien).

Aire d'origine des Angiospermes

D'après des études récentes, il semble que plus on se rapproche du pôle, plus les Angiospermes soient anciennement différenciées : Au Groenland, on a trouvé des restes de Phanérogames angiospermes dans le Crétacé plus ancien que l'Aptien ; elles se multiplient là, dès cette époque, avec une rapidité singulière et revêtent des formes de plus en plus variées et, pour la plupart, assimilables à des genres actuellement vivants : Platane, Artocarpus, Magnolia, Dalbergia, etc., plantes qui existent actuellement dans des pays chauds, voire même tropicaux. Le climat du Groenland était probablement comparable, dit Seward, à celui de l'Europe méridionale actuelle.

Mais, si l'on descend plus au Sud (Yorkshire), on ne trouve plus, à la même époque, que des Angiospermes d'un type plus primitif, aberrant et disparu.

Par suite de ces observations, on émet l'hypothèse que les Angiospermes seraient apparues dans les régions circumpolaires et, de là, se seraient propagées vers le Sud.

Les premiers types de Dicotylédones vrais sont ceux que nous venons de citer, généralement polycarpiques et spiralés. Il faut ajouter : des peupliers, saules, lauriers, figuiers, tulipiers (Magnoliacées), *Credneria* (genre disparu voisin des Platanes).

Au Crétacé supérieur s'ajoutent : Bouleaux, Hêtres, Chênes, Noyers, Erables, etc., des Eucalyptus (ceux-ci, aujourd'hui, cantonnés en Australie).

La grande invasion des Angiospermes date donc du Crétacé moyen. Si, à cette époque, les climats commencent à se différencier, du moins n'y avait-il *pas de climat froid*. Il est très intéressant d'attirer l'attention sur le fait suivant, au point de vue de l'évolution : A partir du Crétacé, il est possible et même facile de suivre l'évolution des Angiospermes à travers le Tertiaire et jusqu'à nos jours; mais, antérieurement à cette époque, nous constatons un hiatus, un abîme, plus de renseignements, ou des plantes ayant quelques rapports avec les Angiospermes, mais en différant tellement, par ailleurs, que l'on est obligé d'éta-

blir entre elles et les Angiospermes un groupe hypothétique de *Proangiospermes.*

Ce fait, si remarquable, a fait dire que le problème de l'origine des Angiospermes est peut-être le plus difficile que la botanique puisse poser.

A l'Eocène moyen et supérieur, la flore de l'Europe ressemblait à celle du Soudan actuel avec des Palmiers (Sabal, Phœnix) ; des feuillus vivaient encore dans la zone arctique; il y avait des Magnolias au Groenland.

La différenciation des zones de climat va devenir de plus en plus évidente, elle s'accentue au Miocène et Pliocène où les formes tropicales disparaissent en Europe. Les Châtaigniers, Noyers, Ormes, Erables se montrent sur ce qui sera la France.

Si beaucoup d'espèces, qui de nos jours peuplent la France, semblaient déjà y exister au Pliocène, il n'en est pas moins vrai que le climat devait y être sensiblement plus chaud et comparable à celui des îles Canaries ou de Madère actuel.

Ce fait ressort de l'examen des flores pliocènes, si bien conservées, par exemple, en Suisse et à Meximieux (près de Lyon).

Au Nord de Lyon, sur le bord du lac pliocène bressan, dans la région de Meximieux, des *tufs* ont été déposés par un cours d'eau chargé de carbonate de calcium que des sources riches en acide carbonique enlevaient aux terrains voisins. L'excès de carbonate de chaux s'est déposé sur les débris animaux et végétaux donnant une pétrification très fidèle de ces restes et telle que les nervations des feuilles sont généralement conservées dans le plus parfait état.

Cette flore fut bien étudiée par le marquis de Saporta. Il a montré que cette contrée était recouverte d'une forêt où prédominaient les végétaux à feuillage persistant et lustré comme celui des Lauriers et de beaucoup de plantes de la flore méditerranéenne actuelle, des îles Canaries notamment. Des Laurinées, Magnoliacées, Ilicacées, Chênes verts, formaient le fond de la végétation, à laquelle s'adjoignaient, en moins grand nombre, des Tilleuls, Erables et quelques Noyers. Cette flore comporte un climat de 17° à 18° de température moyenne annuelle sans chute au-dessous de 12°.

Par la suite, il survint une période de grande humidité concomitante à un fort abaissement de température engendrant la production d'immenses glaciers. C'est la « Période glaciaire » qui est le phénomène essentiel du Quaternaire ; elle joua un rôle de premier plan sur la répartition actuelle des flores.

En terminant, on peut faire les généralisations suivantes :

Le Primaire est l'ère des Fougères, mais, on n'en est plus sûr aujourd'hui où l'on a découvert que beaucoup de soi-disant Fougères portaient des graines, et sont, par conséquent, des sortes de Gymnospermes appelées Cycadofilicinées ou Ptéridospermées. Cordaïtales et surtout Ptéridospermées font donc une concurrence très sérieuse aux Ptéridophytes du pré-Carbonifère à la fin du Permien;

Le Secondaire est l'ère des Gymnospermes (Conifères surtout). Sous la forme de Cycadales, Bennettitales et Coniférales, cette ère peut-être étendue dans le Primaire : le Permien et, ensuite, traces jusqu'au Dévonien moyen inclus;

Le Tertiaire est l'ère des Angiospermes, qui empiètent d'ailleurs sur le Secondaire à partir du Crétacé moyen inclus.

Rapports de l'évolution des flores avec celles des Continents

Des changements incessants de répartition géographique des flores ont été déterminés par les modifications du relief et les variations d'extension des terres, la connexion ou la séparation de continents et les transformations consécutives des climats.

La situation actuelle s'éclaire souvent par ces connaissances du passé. d'où l'importance de la Paléobotanique en Géobotanique.

Il est indispensable de connaître :

1° L'existence d'un vaste continent austral à l'époque primaire (« continent de la Gondwana » du nom d'une région actuelle de la portion orientale de l'Inde) où se développe, au Carbonifère, la flore de Fougères spéciales dite « flore à Glossopteris ». Ce continent de la Gondwana réunissait : l'Australie, l'Inde, Madagascar, l'Afrique presque entière, et le Brésil.

Nous avons rappelé, dans le paragraphe précédent, l'opposition des climats dans les deux hémisphères à ce moment : climat tropical dans l'hémisphère nord, glacial dans l'hémisphère sud.

Ce continent austral fut morcelé durant le Secondaire : il y eut séparation au cours du jurassique d'un continent australo-indo-malgache à l'est, et d'un continent africano-brésilien, à l'ouest. Puis, ultérieurement, ces continents eux-mêmes se disloquèrent et il se forma des continents australien, indien, africain et sud-américain (dès le Crétacé inf.).

Mais des connexions ont subsisté quelque temps entre des continents et des territoires qui sont aujourd'hui de grandes îles, ce qui explique certaines particularités frappantes de la flore et de la faune. Par exemple, nous voyons que l'Australie s'est séparée de bonne heure (la séparation était déjà faite au Crétacé inférieur), ce qui lui vaut d'avoir, plus que tout autre continent, conservé encore aujourd'hui des types

d'une flore très archaïque. Dans cette île, ainsi isolée, cette flore ancienne a moins subi que sur les autres continents la concurrence vitale, les migrations et les mélanges.

L'île de Madagascar est restée longtemps reliée à l'Inde, formant un continent allongé (continent indo-malgache ou *Lemuria,* des singes Lémuriens cantonnés aujourd'hui à Madagascar, dans l'Inde et les îles de la Sonde); d'où, dans cette île, des types archaïques, une flore et une faune communes, en partie, avec celle de l'Inde. Par contre, cette île fut séparée dès le Mésojurassique du continent africain par une fosse, d'ailleurs si peu profonde à certaines époques, que des animaux bons nageurs, comme l'Hippopotame, ont pu la coloniser au Miocène supérieur. Cette fosse, dite « canal de Mozambique », devient assez large et profonde au Miocène supérieur pour séparer définitivement l'île du continent ; s'il n'en avait pas été ainsi, la faune pliocène d'Afrique eût colonisé la grande île, or, il n'en existe pas de traces ni fossiles, ni vivantes ; cette faune aurait, comme en Afrique, éliminé les Lémuriens.

Par ailleurs, à l'Oligocène, et peut-être avant, l'île de Madagascar se trouva séparée de l'Inde.

On conçoit l'importance de telles données paléogéographiques pour l'étude de l'origine des flores et celle de leur distribution géographique.

2° Il a existé dès les temps secondaires, un *Continent Eurasiatique* (Europe, Asie) ou Continent Sino-Sibérien, et un *Continent Nord-Atlantique,* séparés par un bras de mer partant, au sud, de la Mer centrale appelée *Méditerranée* ou *Thétis,* pour aller vers le pôle arctique.

Au *Tertiaire inférieur,* nous voyons ce bras de mer se déporter plus à l'Est, et, par suite, le continent Nord-Atlantique empiéter sur la plus grande partie de l'Europe. Celle-ci fut donc successivement incorporée à l'un et à l'autre continent. Il en est résulté une grande uniformité de la flore dans toute la zone tempérée arctique.

Cependant, au *Nummulitique,* peut-être, c'est-à-dire au début du Tertiaire et plus nettement au Pliocène, l'Amérique du Nord et l'Europe furent définitivement séparées par un bras de mer. La flore, homogène jusqu'alors en Amérique et en Europe, évolua à partir de ce moment dans des sens différents ; ce qui explique que si les mêmes genres existent de part et d'autre de l'Atlantique, les espèces de ces genres y soient différentes, du moins pour toutes celles dont la différenciation est postérieure à la séparation continentale.

3° Le climat fut sensiblement uniforme sur tout le globe pendant le Primaire. Pendant le Houiller, une grande différenciation du climat se manifesta. L'hémisphère austral subit un grand refroidissement qui produisit une importante glaciation. C'est alors que la flore du continent de la Gondwana devint différente de la flore des pays septentrionaux à climat tropical et que s'établit la flore à Glossopteris.

Les climats redeviennent sensiblement uniformes pendant les temps secondaires ; puis, ils paraissent avoir ensuite évolué vers une différenciation graduelle en se rapprochant de l'état actuel. Le refroidissement vers les pôles est allé en s'accentuant depuis le Tertiaire jusqu'à nos jours.

Au Quaternaire, une grave perturbation bouleversa l'équilibre des flores et des faunes.

C'est que le morcellement du continent Nord-Atlantique resté encore imparfait dans le cercle polaire, était devenu suffisant pour permettre l'accès des courants polaires aux rives de l'Océan, tandis que sur la terre, les socles continentaux s'étant élevés, les précipitations atmosphériques devenaient très abondantes. D'immenses glaciers couvrent alors les pôles et descendent, en Europe, jusqu'à la Bohême et aux Carpathes, en Amérique, jusqu'à Saint-Louis et New-York. Les Alpes émettaient alors des glaciers bien plus étendus que ceux de l'époque actuelle ; ils s'avançaient, dans notre région, jusqu'à Lyon.

La vie disparaît, naturellement, dans ces régions. Le changement de climat sur une large zone bordière força les plantes et les animaux à émigrer ou à modifier leur forme ou leur genre de vie.

Quand les glaciers se furent retirés et que le climat fût redevenu plus chaud, des plantes capables de supporter ces modifications ont pu subsister sur place, constituant ce que l'on a appelé des « reliques glaciaires » ; on les trouve aujourd'hui aussi bien sous nos climats qu'en Laponie, par exemple.

Cette époque, relativement proche de nous, possède une grande importance dans l'étude de la répartition actuelle des flores, qui ne saurait s'expliquer sans tenir compte des grands bouleversements survenus au *Quaternaire.*

NOTES BIBLIOGRAPHIQUES

Nous donnons ci-dessous quelques indications bibliographiques se rapportant soit à des ouvrages que nous avons particulièrement utilisés, soit à des publications d'un intérêt primordial pour l'étude *d'ensemble* de la Classe des Gymnospermes.

Il va sans dire qu'on ne saurait trouver là une bibliographie complète de ce groupe, mais seulement des ouvrages généraux pour la préparation d'un cours, par exemple.

ARLDT (Th.). — Handbuch der Palaeogeographie, 2 vol., Borntraeger, Leipzig, 1919.

Sur le même sujet, avec une spécialisation moins grande, on consultera en langue française, les grands Traités :

Haug, Traité de Géologie, Paris, 1908-1911, Armand Colin.

De Martonne, Traité de Géographie physique, 2e édit., 3 vol. (voir t. 2), Armand Colin, 1925.

Suess (traduction Emmanuel de Margerie), La Face de la Terre, 3 vol., Armand Colin.

BERTRAND (Paul). — Conférences de paléobotanique, 1 vol., 138 p., Libr. de l'enseignement technique, Eyrolles, Paris, 1926.

BLARINGHEM (L.). — Caractères morphologiques et anatomiques utilisés pour la classification des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires. Cours professé à la Faculté des Sciences de Paris, 1929-30. Lib. Classique Guillon, Paris.

BONNIER (G.). — Cours de Botanique, Libr.Gén. de l'Enseignement, Paris.

CARPENTIER. — L'origine des Angiospermes et la Paléontologie, in *Rev. gén. des Sciences,* 15 oct. 1923, p. 539.

CARRIÈRE. — Traité des Conifères, 2e édit., 1867.

CHODAT. — Principes de Botanique (1907, 1911, 1920), Genève.

COULTER (J.-M.) a. CHAMBERLAIN (Ch.-J.). — Morphology of Gymnosperms. The university of Chicago press, Chicago. Fourth impression, déc. 1928.

DEPAPE (G.). — Le monde des plantes à l'apparition de l'homme en Europe occidentale, 63 p. *Ann. Soc. Scient. de Bruxelles,* p. 39-102, 1928.

DALLIMORE a. JACKSON (A.-B.). — A handbuch of Coniferae, 574 p., 1923 (New-York and London).

EMBERGER (L.). — Eléments de morphologie florale. Un vol. 101 p., Le François, Paris, 1931.

ENGLER et PRANTL. — Pflanzenfamilien, 1re et 2e édition.

1re édit. : II Teil, 1 Abt., 127 p., 1889; 2e édit., T. 13, 447 p., 1926, Engelmann, Leipzig.

FLAHAULT (Ch.). — La Paléobotanique. Conférences faites à l'Institut botanique de Montpellier, 1902-1903, 217 p., avec fig. (polygraphié), Klincksieck, Paris.

HICKEL (R.). — Graines et plantules de Conifères, in *Bull. de la Soc. dendrologique de France* (1911) : 113-115, 134-204.

LIGNIER (O.) et TISON (A.). — Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. *An. Sciences nat., botanique,* 1912.

LOTSY (J. P.). — Vorträge über Botanische Stammesgeschichte, 3e vol., 1911.

LUBIMENKO (V. N.). — Traité de Botanique générale (traduction française, 2 vol., Gauthier-Villars, Paris, 1928).

MARIE-VICTORIN. — Les Gymnospermes du Québec, 147 p. *Contributions du Labo. de bot. de l'Univ. de Montréal,* n° 10, 1927.

MOUILLEFERT. — Traité des arbres et arbrisseaux. Klincksieck, Paris, 1892-1898, 2 vol., 1403 p., un atlas.

PEARSON (H. H. W.). — Studies on *Welwitschia* in *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 198 (1906), p. 265 et 200 (1909), p. 331, — et *Annals of Botany,* XXIV (1910), p. 760.

PEARSON (H. H. W.). — Gnétales. Cambridge, 1929.

PÉLOURDE. — Les progrès réalisés dans l'étude des Cycadophytes de l'époque secondaire, in *Progressus rei botanicae,* V, 1916, p. 153.

PLANTEFOL. — Cours de Botanique, 2 vol., Belin, Paris, 1931.

RENDLE (A. B.). — The classification of flowering plants, second edition, 2 vol., Cambridge at the University Press, 1930.

SCOTT (D. H.). — Studies in fossil Botany, third ed., 2 vol., A. et C. Black, Londres 1920 et 1923.

SEWARD. — Fossil plants. A text book for studients of Botany and Geology, 4 vol. Cambridge, University Press, 1906-1919 (Gymnospermes, cf. vol. 3 et 4).

— Plant life through the ages, 1 vol., 602 p., Bailliere, Tindall & Cox, Londres, 1931.

VAN TIEGHEM et COSTANTIN. — Eléments de Botanique, 2 vol., Paris, Masson, 1918.

VIGUIÉ (M.-Th.) et GAUSSEN (H.). — Revision du genre Abies, in *Soc. d'hist. nat. Toulouse,* T. LVIII, 1929, pp. 215-564.

WIELAND (G. R.). — Antiquity of the Angiosperms, in *Proceeding of the intern. Congress of plant Sciences,* vol. I, p. 429.

ZEILLER. — Eléments de paléobotanique, 421 p., 210 fig. text., Carré et Naud, Paris, 1900.

— Une nouvelle classe de Gymnospermes : Les Ptéridospermées, in *Rev. gén. des Sciences,* 1905, p. 718-727.

— Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes, in *Progressus rei Botanicae,* 1907, p. 170-226.

PLANCHES DE L'ATLAS

1. Généralités morphologiques et anatomiques.
2. Ptéridospermées.
3. Ptéridospermées.
4. Ptéridospermées (fin). Ginkgoïnées.
5. Cycadinées.
6. Cycadinées.
7. Cycadinées.
8. Cycadinées.
9. Ginkgoïnées, Bennettitinées, Dicranophyllum.
10. Bennettitinées (suite), Wielandiella, Williamsoinella, Caytonia. Magnolia.
11. Conifères-Inflorescence, etc... (Abiétées).
12. Conifères-Inflorescence : Abiétées (suite), Taxodiées.
13. Conifères-Inflorescence : Araucariées, Cupressées.
14. Taxinées.
15. Pin sylvestre, ovule et pollen.
16. Pin, etc... Développement de l'œuf.
17. Feuilles des Conifères.
18. Disposition des feuilles et rameaux chez les Conifères.
19. Conifères : structure de l'appareil végétatif.
20. Subdivisions des Coniférales.
21. Tsuga et Pseudotsuga. Cartes de répartition des genres Tsuga et Pinus.
22. Abiétées (fin). Araucariées. Walchia et Voltzia.
23. Taxodiées. Cupressées.
24. Cupressées (fin).
25. Taxacées : Taxus et Torreya.
26. Taxacées (suite) : Podocarpus, Dacrydium, Phyllocladus.
27. Carte de la répartition des Gymnospermes dans l'Amérique du Nord à la fin du Crétacé. Le pont nord-atlantique à l'époque nummulitique.
28. Cordaïtales.
29. Cordaïtales (fin). Poroxylées.
30. Gnétales : Ephedracées, appareil végétatif, inflorescence et fleurs mâles.
31. Ephedra, inflorescence et fleur femelle.
32. Welwitschia, appareil végétatif.
33. Welwitschia, inflorescence et fleurs.
34. Welwitschia, formation du sac embryonnaire et fécondation.
35. Gnetum, appareils végétatif et reproducteur.
36. Processus cytologique de la sexualité chez les Gnetum.
37. Schéma hypothétique de la descendance des Gymnospermes.
38. Schéma de la répartition paléontologique des Gymnospermes.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

A

Abies, 49, 61, 62, **63**, 69, 76, 92, 96.
— *balsamea*, 94.
— *lasiocarpa*, 94.
— *Nordmanniana*, 63.
— *pectinata*, 54, 56, **63**.
— *Pinsapo*, 63.
Abiétées, 11, 61, **62**, 69, 70, 91, 93, 97, 115, 134.
Abiétinées, 48, 49, 53, 60.
Abyssinie, 92.
Accélération basifuge, 7, 18, 30.
Adiantites, 15.
Afrique, 33, 82, 90, 92, 107, 114, 123, 136.
— occidentale, 121.
Agathis, 49, 55, 58, 61, **73**, 99, 102.
— *australis*, **74**.
— *orientalis*, **73**.
Alaska, 94.
Albumen, 5.
Alethopteris, 13, 15.
Algérie, 73, 82, 87.
Alleghanys, 68.
Allemagne, 87.
Alpes, 68, 71, 86, 87, 141.
Ambre, 70.
Amentacées, 2.
Amentales, 131.
Amérique, 33, 83, 92, 95, 107, 141.
— centrale, 33.
— du Nord, 8, 64, 69, 75, 80, 84, 85, 87, 92, 93, 96, 114.
— du Sud, 33, 75, 114.
Amour, 87.
Anabena, 30.
Andalousie, 64.
Anderson, 121.
Andes, 92.
— méridionales, 90, 91.
— du Chili, 91.
Angiospermes, 1, 2, 3, 5, 40, 43, 44, 45, 47, 94, 130, 131, 136.
— (phylogénie), 40, 43.
Angiospermie (théorie de l' —, Gnétacées), 126.
Annularia, 135.
Anthérozoïdes, 3, 22.
— libres, 2, 23, 32.
Antholitus, 41.
Antilles, 33.
Apennins, 66.
Apétales, 131.
Aptien, 137.
Arber et Parkin, 131.
Araucaria, 58, 59, 61, 73, **74**.
— *brasiliensis*, **74**.
— *Cookii*, **74**.
— *excelsa*, **74**, 75.
— *imbricata*, **74**.
Araucariées, 49, 61, 62, 70, 73, 76, 82, 91, 93, 96, 97, 99, 102, 103, 133, 134.
Arbor vitae, 83.
Arbre de vie, 83.
Arbres verts, 46, 57.
Archégones, 22, 50.
Archipel malais, 92.
Arille, 35, 52, 60, 86, 87, 88, 89.
Arldt, 143.
Arménie, 63.
Armes, 87.
Aroles, **68**.
Artisia, 98.
Artocarpus, 137.
Asie, 84, 92.
— centrale, 65, 92.
— mineure, 58, 72, 84, 86, 87.
— orientale, 88, 90, 91, 92.
— tropicale, 91, 123.
Astigmatées, 4, 112.
Atlantique, 94.
Atlas, 82, 92.
Aurès (Massif de l'), 73.
Australasie, 91.
Australie, 1, 33, 73, 74, 75, 78, 82, 89, 90, 92, 97, 133, 134, 137, 139.
Autriche, 38.
Autun, 23, 101.
Auvergne, 36.
Azalea occidentalis, 78.

B

Baiera, 34.
Bary (de), 9, 125.
Bassin méditerranéen, 92.
Bathonien, 38.

Baum, 121.
Beaufort (duchesse de), 69.
Beauverie, 10.
Beauvisage, 58.
Beccari, 127.
Bennettitacées, 23.
Bennettitales, 8, 12, **37**, 46, 103, 130, 132, 134.
Bennettitinées, 11, 12, 23, **37**, 45.
Bennettites, 37, 40, 131.
— *Gibsonianus*, 39.
Bertrand, 57, 118.
Bertrand C.-E., 101.
Bertrand, Paul, 143.
Betula lenta, 95.
Big trees, 78.
Biota, **83**.
Blaringhem, 9, 98, 143.
Blépharoplastes, 22, 32.
Blume, 126.
Bois, 6, 10.
— Araucariées, 73.
— Conifères, 57, 58, 71.
— Cordaïtales, 99.
— Cycadacés, 125.
— de Cèdre, 72, 85, 86.
— Ephédracées, 109.
— fossiles, 70.
— pétrifiés, 134.
Boissier, Edmond, 64.
Bohême, 141.
Bonnier, 143.
Bornéo, 89.
Bouddhistes, 34.
Bouleaux, 95, 137.
Bowenia, 24, 25, 28, 33.
— *spectabilis*, 33.
Bower, 116.
Bractée-mère, 47.
Brésil, 74, 92, 139.
Brongniart, 13, 15.
Brora, 38.
Brown, Robert, 2.
Buda-Pest, 114.
Buitenzorg, 123, 127.

C

Calamariées, 135.
Calamodendrées, 14.
Caldwell, 24.
Californie, 46, 68, 77, 78, 79, 84, 85, 88, 91, 92.
Callitris, 52, 62, 81, **82**, 86, 92.
— *quadrivalvis*, **82**.
Cambrien, 94.
Cameroun, 123.
Canada, 44, 64, 69, 87.
Canal de Mozambique, 140.
Canaries (îles), 138.
Canaux excréteurs, 59, 107, 129.
Candolle (de), 80.
Cap, 33, 92.
Cap Negro, 115.
Carbonifère, 1, 4, 18, 23, 34, 36, 75, 98, 102, 134, 135, 136, 139.
Carpathes, 71.
Carpelles, 21.
Carrière, 143.
Caryocinèse, 3.
Casuarinées, 115, 131.
Caucase, 63, 87.
Cayton, 41.
Caytoniales, **41**, 43, 136.
Caytonia Sewardi, 41.
Cèdre, 49, 52, 55, **71**, 78, 92.
— à crayons, 85.
— de l'Atlas, 72.
— du Japon, **79**.
— du Liban, **71**.
— rouge, 85.
Cedrus, 61, 62, 69, **71**, 76, 96, 134.
— *atlantica*, **72**.
— *Deodara*, **72**.
— *Libani*, 55, **71**.
— *Libani Atlantica*, **72**.
Cellules résinifères, 59.
Celtis occidentalis, 95.
Cénomanien, 136.
Cephalotaxus, 58, 62, **88**, 91, 92.
— *drupacea*, 89.
— *Fortunei*, 89.
Ceratozamia, 25, 29, 31, 33.
Cévennes, 87.
Chamaecyparissias, 56.
Chamberlain (voir Coulter).
Chambon (Lac), 36.
Chambre pollinique, 4.
Chapman, 122.
Charpentier, 143.
Châtaignier, 138.
Chauveaud, 30, 38, 53.
Chêne, 78, 137.
Chêne vert, 138.
Chili, 74, 90.
Chine, 34, 36, 71, 78, 79, 81, 83, 88, 91, 92.
Chodat, 106, 131, 143.
Chrysler, 70.
Chypre, 72.
Cire, 29.
Cladode, 57, 89.
Climat, 36, 136, 137, 139, 140.
Concrescences, 56.
Cône, 52.
Congo, 33.
Coniférales, 18, 46, 103, 104, 133.
Conifères, 2, 3, 8, 11, 12, 35, **46**, 60, 134, 135, 136.
Coniférées, 12.
Continents (Evolution des —), 139.

Continent africain 139.
— africano-brésilien, 139.
— australien, 139.
— australo-indo-malgache, 139.
— eurasiatique, 140.
— de la Gondwana, 135, 136, 139.
— indien, 139.
— nord américain, 95.
— nord Atlantique, 95, 135, 140.
— paléoarctique, 93.
— sino-sibérien, 135, 140.
— sud américain, 139.
Cordaianthus, 100.
Cordaïtacées, 11 46, **98.**
Cordaïtes, 17, 70, **98**, 131.
Cordaites, 17, 70, **98**, 131.
— *linguatulus*, 98.
Cordaïtinées, 12, 45, **98**.
Cornouiller, 78.
Corse, 63.
Costantin (voir « Von Tieghem »).
Cotylédones, 5, 107, 110.
Couches d'accroissement.
Coulter (Pin de), 68.
Course en ceinture, 28.
Crayons, 85.
Credneria, 137.
Crétacé, 1, 37, 40, 42, 43, 45, 65, 69, 70, 75, 76, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 134, 136, 137, 139.
Crimée, 63.
Cryptogames vasculaires, 3.
Cryptomeria, 9, 61, 77, **79**, 92.
— *elegans*, 79.
— *Japonica*, 49, **79**, 96.
Cuba, 33.
Culm, 17, 18, 98.
Cunninghamia, 61, 77, **81**, 92.
— *sinensis*, 81.
Cupressées, 11, 61, 62, 70, 77, **81**, 82, 86, 93, 97.
Cupressinées, 8, 48, 49, 60.
Cupressoïde (type —), 56, 81, 84.
Cupressus, 51, 62, **84**, 133.
— *fastigiata*, 84.
— *funebris*, **84**.
— *Lambertiana*, **84**.
— *lawsoniana*, 81, **84**.
— *macrocarpa*, 84.
— *pendula*, **84**.
— *sempervirens*, 81, **84**.
Cupulifères, 2.
Cycadacées, 7, 20, 23, 26, 38.
Cycadeoidea, 37, 38.
— *gigantea*, 38.
— *Jenne-yana*, 38.
Cycadéoïdienne (théorie —), **43**.
Cycadella, 38.
Cycadinées, 11, 12, 14, 16, 17, **23**, 44, 45, 99, 132.
Cycadocarpidium, 4, **42**, 43.
Cycadofilices, 12.
Cycadofilicinées, 11, 12, 14, 16, 21, 46, 103, 132.
Cycadophytes, 37, 43, 45.
Cycadoxylées, 23.
Cycas, 3, 9, 11, 18, 20, 24, 25, 28, 29 30 33, 59, 102.
— *circinalis*, 31, 33.
— *media*, 33.
— *revoluta*, 24, 31, 33.
Cyprès, 55, 57, **79**, 80.
— chauve, 55, 57, **79**, 80.
— de Lambert, 84.
— de Virginie, **79**.

D

Dacrydium, 62, **90**, 91.
Dahourie, 71.
Dalbergia, 137.
Dallimore a. Jackson, 143.
Dammar (résine), 73, 74, 92.
Dammara, 15, 58, 59, 61, **73**.
Depape, 143.
Dévonien, 1, 8, 17, 18, 45, 105, 135.
Diarche, 53.
Diclinie, 5.
Dicotylédones, 2.
Dicotylédonie, 53.
Dicranophyllum, 36, 134.
Dioïque, 23.
Dioon, 24, 25, 29, 33.
— *edule*, 33.
— *spinulosum*, 33.
Diploxylé, 28, 30.
Dorycordaïtes, 100.
Drupe (fausse), 88, 89.

E

Ecaille séminale, 48, 49.
— tectrice, 47, 49.
Ecosse, 38.
Ectotrophes (Mycorhize), 54.
Egypte, 58.
Egyptiens, 82.
Eichler, 118, 126, 127.
Emberger, 143.
Embryon (Cycadinées), 32, 52 (Cônifères), 53.
Encephalartos, 20, 24, 25, 29, 30, 33.
— *Altensteinii*, 33.
— *Barteri*, 27.
— *caffer*, 33.
— *horridus*, 28.
— *septentrionalis*, 33.
Endarche, 7, 38.
Endémique, 77.
Endoprothallées, 3, 4, 17, 22, 39.
Endosperme, 2, 3, 4, 5, 22.
Endotrophe (Mycorhize), 54.

Engler, 16, 46, 118.
Engler et Prantl, 143.
Eocène, 138.
Ephedra, 12, 106, 107, **108**, 124, 131.
— *alata*, 110.
— *altissima*, 114.
— *antisyphilitica*, 115.
— *distachya*, 111, 114.
— *equisetiforme*, 114.
— *fragilis*, 111.
— *vulgaris*, 114.
Ephédracées, **108**.
Ephédroïdées, 129.
Epicéa, 46, 49, 52, 53, 54, 55, 59, **65**, 66, 69, 78.
Equateur, 92.
Equisétinées, 18, 135.
Erables, 78, 137, 138.
Ere des Angiospermes, 139.
— Cônifères, 105, 133, 134, 139.
— Cryptogames vasculaires, 17.
— Fougères, 139.
Ericoïde (cf. type éricoïde).
Espagne, 63.
Etats-Unis, 9, 38, 68, 69, 79, 83, 85.
Eucalyptus, 78, 137.
Europe, 87, 94, 95.
— centrale, 85.
Evolution des flores, **135**.
Exarche, 7.
Exoprothallées, 22.

F

Fagacées, 2.
Feuille, 55, 59.
Feuillus, 55, 58.
Fibres aréolées, 21.
Fidji (Iles), 73.
Figuier, 137.
Filicinées, 135.
Flahault, 92, 144.
Flore Araucarienne, 75.
Flore à *Glossopteris*, 136, 139, 140.
Floride, 8, 77, 79, 91, 94.
Fontainebleau, 83.
Formes juvéniles, 69.
Formose, 92.
Fougères, 13, 14, 16, 97, 102, 132, 135, 136.
Fougères-Angiospermes, 41.
Fougères à graines, 18.
— hétérosporées, 17, 132.
— houillères, 13.
Fraxinus americana, 95.
Fruit (Conifères), 52.

Gamétophyte, 5.
Gangamopteris, 136.
Gaussen, 144.
Génévrier, 52, 56, 59, 72.
Géobotanique, 93, 139.
— (Côniférales), **91**.
— (Taxacées), **91**.
Ginkgo, 3, 52, 92, 102, 133, 134.
— *biloba*, (reproduction) 22, 34.
Ginkgoacées, 23.
Ginkgoales.
Ginkgoïnées, 11, 12, 23, **34**.
Ginkgoites, 34.
Glaciers, 136, 141.
Glossopteris (voir flore à).
Glossopteris, 136.
Gnétacées, 33, 7, 9, 12, **122**.
Gnétales, 4, 5, 12, 46, 86, **106**, 133.
Gnétinées, 12, **106**, 107.
Gnétoïdées, 129.
Gnetum, 12, 106, 107, **122**.
— *africanum*, 123, 125.
— *Bucholzianum*, 123.
— *Gnemon*, 123, 124, 127, 131.
— *latifolium*, 123, 124, 126.
— *scandens*, 125.
— *ula*, 128.
Gondwana (voir « Continent »).
Gothan, 16.
Graines, 3, 5, 13, 14, 15, 52 (Cônifères), 102.
Grand'Eury, 13, 15, 98, 101.
Grèce, 84, 86.
Grenade (royaume de), 64.
Grinnell (terre de), 93.
Groenland, 36, 75, 137, 138.
Guatemala, 33.
Gymnospermées, 61.
Gymnospermie vraie (Gnétacée, théorie), 126.
Gymnosporangium Sabinae, 86.

H

Haeckel, 70.
Hallier, 131.
Hébreux, 72.
Hémiangiospermes, **40**, 44.
Hémisphère austral, 92, 93.
Hémisphère boréal, 92, 93.
Heterangium, 7, 18, 19, 30.
Heteroxylé, 7.
Hêtre, 95.
Hickel, 144.
Hicoria alba, 95.
Hiltner (voir Nobbe).
Himalaya, 72, 87, 114.
Historique : Gymnospermes, 1.
— Ptéridospermées, 13.
— Welwitschia, 115.
Hofmeister, 2, 3.
Hollick, 70.
Hooker (William), 2, 115, 118.
Hoso, 24.

Hottentots, **33**.
Houiller, 15, 29, 140.
— inférieur, 19.
Huile de cade, 85.
Humboldt, 80.
Hymenophyllites, 135.
Hyphes, 53.
Hypoderme, 59.

I

If, 11, 47, 50, 52, 53, 55, 58, 59, 62, 91.
— commun, **87**.
— du Canada, 87.
Ikeno, 3, 34.
Ilicacées, 138.
Indes, 140.
— orientales, 90, 91.
Indo-Malais (domaine), 90.
Inlandsis, 136.
Invertiovulées (Taxacées), 87, **89**.
Italie, 84.

J

Jackson (voir « Dallimore »).
Japon, 33, 34, 36, 78, 79, 81, 83, 88, 90, 91, 92.
Jeffrey, 70.
Juglandacées 2.
Juglans cinerea, 95.
— *nigra*, 95.
Junipéroïde (type), 56.
Juniperus, 47, 50, 56, 62, **85**, 86, 92.
— *communis*, **85**, 95.
— *drupacea*, **85**.
— *oxycedrus*, 81, **85**.
— *phaenicea*, 81, **86**.
— *sabina*, 81, **86**.
— *thurifera*, 57, 81.
Jura, 87.
Jurassique, 1, 9, 34, 37, 38, 41, 43, 69, 91, 93, 97, 98, 105, 136, 140.
Jussieu, Ant.-Laurent, 2, 131.
— Bernard, 2, 72.

K

Karsten, 123, 126, 127, 131.
Kalahari, 107.
Kauri-Copal, 74.
Keuper, 38.
Kidston, 13, 15.
Königsberg, 70.

L

Lagenostoma, 14.
Lambert, 85.
Landes, 67.
Laponie, 66, 141.
Larix, 49, 61, 62, 69, **71**.
— *laricina*, 94.
— *dahurica*, 71, 93.
— *europaea*, 55, **71**.
— *Lyallii*, 94.
— *siberica*, 71.
Laticifères (*Gnetum*), 124, 129.
Lemuria, 140.
Lepidocarpon, 16, 96, 132.
Lépidodendrées, 6, 14.
Lepidodendron, 98.
Lianes (*Gnetum*), 123.
Lias, 69, 97, 98, 105.
Liban, 72.
Liber, 7, 58.
Libocedrus, 81.
Lignier, 8, 12, 98, 118, 131.
— et Tison, 119, 131, 144.
Lindley, 131.
Linné, 86.
Liquidambar Styracifolia, 95.
Lobb, 78.
Lotsy, 61, 120, 123, 126, 127, 131, 144.
Loupes (de Callitris), 82.
Lunds, 38.
Lycopodinées, 6, 16, 18, 96, 99, 132, 135.
Lyginodendrées, 14, 26.
Lyginodendron, 18, **19**, 21, 26, 27, 28, 30, 101.
Lyginopteris, 18, **19**.
Lyginopteris Oldhamia, 14.
Lyon, 141.

M

Macbride, 38.
Macrophyllinées, 8, 12, 98.
Macrospore, 4, 17.
Macrosporange, 17.
Macrozamia, 25, 29, 33.
Madagascar, 92, 139, 140.
Madère, 138.
Magnolia, 41, 137, 138.
— *acuminata*, 95.
— *grandiflora*, 95.
Magnoliacées, 42, 44, 138.
Malaisie, 73.
Marattiales, 13, 15, 39, 44.
Marie-Victorin, 94, 144.
Marion (voir Saporta).
Mariposa, 78.
Maroc, 73, 82.
Marsh, 38.
Matte, 21, 26, 27.
Mauritanie, 114.
Méditerranée américaine, 94.
— (bassin de la), 67, 114, 140.
— centrale (Théthys), 135.
Medullosa, 14, 18, 19, 20, 21.
— *anglica*, 19, 20, 21.
— *Leuckarti*, 19, **20**.

— *stellata*, 19, **20**, 21.
— *stellata gigantea*, 20.
Médullosées, 14, 21, 2».
Médulloséenne (Hypothèse), 26.
Mélèze, 8, 46, 49, 53, 54, 55, 57, 59, **71**, 72.
Ménispermacées, 125.
Menziès, 79.
Mésarche, 7, 14, 18, 30.
Mésogée, 65, 135.
Mésozoïque, 42, 75.
Mettenius, 28, 30, 38.
Meximieux, 138.
Mexico, 64, 91.
Mexique, 33, 114.
Michaux, 80, 87.
Microcachrys, 91.
Microcycas, 24, 33.
— *calocoma*, 24, 33.
Microphyllinées, 8, 12.
Microspore, 5.
Miocène, 97, 138, 140.
Monoacrorhize, 6.
Monocotylédones, 2.
Monostélie, 21.
Monostélique, 6, 18.
Montagnes Rocheuses, 64.
Morus rubra, 95.
Mossamédès, 121.
Mouillefert, 144.
Mycorhizes, 9, 53, 90, 99.

N

Nathorst, 37, 42.
Natrices, 11, 21, **22**, 100, 102, 133.
Neuropteris, 13.
Nevropteris, 15.
New-York, 141.
Niam-Niam, 33.
Nikka, 9.
Nobbe et Hiltner, 54, 90.
Noix de muscade de Californie, 88.
Norfolk, 74.
Nostocacées, 30.
Nouvelle-Calédonie, 74.
Nouvelle-Galle du Sud, 33.
Nouvelle-Zélande, 73, 74, 89, 90, 92.
Noyers, 2, 137, 138.
N'tumbo, 115.
Nudovulées, 61.
Nummulitique, 87, 94, 140.

O

Oaxaka, 80.
Odontopteris, 13, 15.
Odontopus sexpunctulatus, 121.
Oligocène, 70, 140.
Oliver, 13, 14.
Omega (Cycas), 30.
Ontogénie, 70.
Oregon, 64.
Orme, 138.
Ostrya, 95.
Ovule, 5.

P

Pacifique (Océan), 69, 88, 93, 94.
Paléobotanique, (Conifères), **96**, 139.
— (Taxacées), 91, 97.
Paléogéographie, 132.
Paléontologie (Gymnospermes), 134.
Palmiers, 138.
— à Sagou, 25, 33.
Parkin (voir « Arber »).
Parlatore, 119.
Patagonie, 75, 90.
Pearson, 120, 121, 144.
Pecopteris, 13.
— *Pluckeneti*, 13, 15.
Pélourde, 144.
Péricarpe, 52.
Péridesme, 59.
Période glaciaire, 138.
Permien, 18, 20, 23, 29, 34, 36, 37, 43, 75, 76, 96, 97, 101, 103, 134, 136.
Permo-triasique, 1.
Perse, 84.
Peuplier, 137.
Pflanzenfamilien, 12, 16.
Picea, 61, 62, **65**, 93.
— *excelsa*, 54, **65**.
— *orientalis*, 65.
— *rubra*, 95.
Pignadas, 67.
Pin, 9, 12, 46, 49, 51, 52, 53, 55, 58, 59, **65**, 78, 95, 134.
— Cembro, 68, 71.
— d'Alep, 66, **67**.
— d'Autriche, 53, 66, **67**.
— de Coulter, **68**.
— de Corse, 67.
— de Lambert, 68, **69**.
— de montagne, **67**.
— des Landes, 67.
— du Lord, 68.
— Kauri, 74.
— maritime, 50, 53, **66**.
— noir d'Autriche, 53, 66, **67**.
— parasol, 54.
— pignon, 66, **67**.
— pumilio, **67**.
— sylvestre, 47, 54, 55, **66**, 95.
— Weymouth, 68.
Pinacées, 11, 60, **61**, **62**, 91, 97.
Pinaster (section), **66**, 69.
Pinsapares, 64.
Pinus, 61, 62, 69, 76, 82, 90, 92, 93, 96, 133, 134.
— *Andrei*, 97.

— *Australis*, 68.
— *Banksiana*, 94, 95.
— *cembra*, 68.
— *Coulteri*, 68.
— *Halepensis*, 67.
— *Lambertiana*, **68**.
— *laricio*, 54.
— *maritima*, **66**.
— *montana*, **67**.
— *monticola*, 94.
— *Murrayana*, 94.
— *Nordenskioldi*, 97.
— *palustris*, 68.
— *pauce*, 95.
— *pinaster*, **67**.
— *pinea*, **67**.
— *polaris*, 97.
— *ponderosa*, 68.
— *prodromus*, 97.
— *pumilio*, **67**, 97.
— *resinosa*, 97.
— *rigida*, 68.
— *strobus*, **68**, 70, 94, 95, 96.
— *succinifera*, 70.
— *taeda*, 68.
— *undulatum*, 97.
— *Wilsonia*, 97.
Pitch-pine, 68.
Pivot, 53.
Phaenix, 138.
Phanérogames, 2, 3, 30.
Philippines, 73, 92.
Phylogénie, 34, **132**.
— Angiospermes, 40, 45, 132.
— Gnétales, 129.
— Ptéridospermées, 17.
Phyllocladus, 55, 57, 62, **89**, 91.
— *trichomanoides*, 89.
Plantefol, 144.
Pélourde, 144.
Plantes à fleurs (voir « Angiospermes »).
Platane, 137.
Pliocène, 97, 97, 140.
— bressan, 138.
Poche excrétrice, 59.
Podocarpées, 60, **89**, 91, 133.
Podocarpus, 54, 55, 59, 62, **89**, 91, 97, 99.
— *dacryoides*, 50.
— *macrophylla*, 50, **89**.
— *Nageia*, **89**.
— *totara*, **90**.
Pollen, 4, 5, 47, 51.
Pologne, 64.
Polycotylédonie, 53.
Polycarpique, 137.
Polystélie, 7, 19, 21.
Ponctuation aréolée, 6.
Pont Nord Atlantique, 94.
Poroxylées, **101**, 103.
Poroxylon, 101.
Port (Conifères), 54.
Potonié, 14, 21.
Pousses courtes, 55.
— longues, 55.
Prairie, 66, 92, 94.
Préfoliaison, 29.
Prêles, 135.
Prepinus, 70.
Primaire, 45, 135, 139.
Proangiospermes, 40, 44, 45, **130**, 134, 138.
Protéacées, 115.
Prothalle, 4.
Protostigma, 135.
Protoxylème, 7, 130.
Provence, 67, 84.
Pseudo larix, 71, 92.
— *Kaempferi*, 71.
Pseudo Tsuga, 62, **64**.
— *Douglasii*, **64**.
Psilophyton, 135.
Ptéridophytes, 5, 12, 46, 135, 136.
Ptéridospermées, 3, 7, 8, 11, 12, **13**, 15, 23, 26, 30, 45, 46, 101, 102, 103, 132, 134.
Ptéropsidées, 97.
Pumilio (Pin), **67**.
Pyrénées, 86, 87.

Q

Quaternaire, 95, 136, 138, 140, 141.
Queensland, 33.

R

Racine, 5, 6, 9.
— Conifères, 30.
— Cycadinées, 30.
— respiratoires, 80.
Rakow, 64.
Rambouillet, 80.
Ramification (Conifères), 54.
Rayons médullaires, 6, 57, 58.
Rectiovulées (Taxacées), 87.
Règne des Conifères, 134, 136.
Reliques glaciaires, 141.
Renault, 98, 100, 101, 103.
Rendle, 144.
Renonculacées, 44.
Résine, 10, 59, 66.
— fossile, 70.
Résineux, 46.
Retinospora, 82.
Rhabdocarpus, 101.
Rhétien, 69.
Robinia pseudoacacia, 95.
Rœstella cancellata, 86.
Romains, 82, 84.

S

Sabal, 138.
Sabina (section), 81.
Saccovulées, 11, 12, **106**.

Sagenopteris, 41.
Sagou, 25.
Sahara, 110.
Saint Louis, 141
Saint Paul de Loanda, 123.
Salicacées, 2.
Salisburya adiantifolia, 34.
Sandaraque, 82.
Sapin, 11, 12, 46, 47, 49, 52, 53, 54, 55, 58, 59, 78, 134.
— du Chili, 74.
— de Norfolk, 74.
— pectiné, **63**.
Saporta, 138.
Saporta et Marion, 130.
Sarcophages égyptiens, 58.
Sargant, 131.
Sassafras officinalis, 95.
Saules, 2, 137.
Saxegothaea, **91**.
Schweinfurth, 33.
Sciadopytis, 55, 56, 61, **77**, 92.
— *verticillata*, 78.
Scott, 12, 13, 14, 26, 96, 131, 144.
Secondaire (terrain), 29, 40, 43, 45, 97, 139.
Sequoia, 46, 49, 53, 56, 61, 77, **78**, 92, 96, 97, 134.
— *gigantea*, 54, **78**, 96.
— *sempervirens*, 79, 95, 96.
— *taxifolia*, 79.
Serres (Loi de), 70.
Seward, 75, 96, 137, 144.
Shishi, 24.
Sibérie, 46, 71, 87.
Siebold, 82.
Sierra-Nevada, 66, 78.
Sigillaires, 99. 135.
Sigillariées, 6, 14.
Siphon, 3, 22.
Siphonogamie, 3.
Sociales (espèces), 92.
Sologne, 67.
Somalis, 92.
Sonde (Iles de la), 33, 92, 123, 140.
Souachoud, 122.
Soudan, 33, 138.
Spermaphytes, 3, 17.
Sphénophyllées, 6, 135.
Sphenophyllum, 7, 18, 30, 38.
Sphenopteris, 13.
Spitzberg, 64, 75, 136.
Sporophyte, 5.
Stangeria, 25, 28, 29, 33.
— *paradoxa*, 33.
Stephanien, 17, 20, 98, 134.
Stigmaria, 99.
Strasburger, 3, 119, 126, 131.
Stratigraphie (Pins), 97.
Strobus, 66 (Section), **68**, 69.
Stur, 13.
Suisse, 114, 138.
Suspenseur, 52.
Swakop, 122.
Syllabus, 16.
Symbiose, 30.
Synange, 15, 16, 39, 44.

T

Taeda, 66, **68**, 69.
Talon, 14.
Tanin, 59.
Taurus, 72.
Tasmanie, 90, 91.
Taxacées, 11, 60, **62**, **86**, 91, 93, 97.
Taxées, **87**, 100.
Taxodiées, 49, 56, 60, 61, 62, 70, 76, **77**, 82, 93, 97, 133, 134.
Taxodium, 61, 77, 93, 96.
— *distichum*, 8, 9, 55, 95, 96.
— *mexicanum*, 80.
Taxus, 50, 58, 62, **87**, 91, 133.
— *baccata*, **87**.
— *baccata* var. *minor*, 87.
— *canadensis*, 87.
Temple de Salomon, 72.
Ténioptéridées, 29.
Térébenthine, 66, 68, 71.
Tertiaire, 37, 43, 69, 75, 87, 91, 93, 94, 96, 97, 134, 136, 137, 139, 140, 141.
Tête d'Or (Lac du Parc de la —), 80.
Thétis, 94, 135, 140.
Thomas, Hamshaw, 41.
Thuja, 1, 47, 50, 51, 52, 56, 62, 81, **83**, 86.
— *occidentalis*, 56, 82, **83**.
— *orientalis*, 82, **83**.
Thujoïde (type), 56, 81, 82.
Thuyopsis, 81.
Tilleul, 138.
Tissu de transfusion, 59.
Tison (voir « Lignier »).
Torreya, 58, 62, **88**, 91.
— *myristica*, **88**.
— *nucifera*, **86**.
— *taxifolia*, **88**.
Trachéides, 6, 23, 36, 57.
Tradescant, 80.
Transfusion (Tissu de), 59.
Triacrorhize, 6.
Trianon, 80.
Trias, 18, 23, 34, 37, 38, 43, 76, 98, 134, 136.
Trophophyte, 120, 121.
Tsuga, 62, **64**, 76, 96.
— *canadensis*, 64, 95.
Tufs, 138.
Tulipier, 137.
Tumboa, 107, **115**.
Tunisie, 82.
Turquie, 84.
Type cupressoïde, 81, 84, 86.
— éricoïde, 82, 83.

Type juniperoïde, 56, 85.
— oxycédroïde (voir « type juniperoïde »).
— thujoïde, 81, 82, 83, 84.

U

Ulmus americana, 95.
— *campestris*, 95.
— *fulva*, 95.
— *pedunculata*, 95.

V

Vaccinium corymbosum, 95.
— *stamineum*, 95.
Van Tieghem, 3, 35, 48, 70, 106, 144.
Varenne, 36.
Vectrices, 11, **46**, 102, 133.
Vernation, 29.
Vernis, 73, 82.
Viguié, 144.
Virginie, 8, 79.
Voltzia, 75, **76**, 96, 134.
— *heterophylla*, **76**.

W

Walchia, **75**.
Walfish-bay, 121.
Ward, 38.
Warming, 118.
Washingtonia, 78.
Weber, 3.
Wealdien, 37, 43.
Wellingtonia, 78.
Welwitsch, 121.
Welwitsch, Fréderic, 115.
Welwitschia, 12, 106, 107, **115**, 128, 131.
— *mirabilis*, 115, **115**.
Welwitschiacées, **115**.
Westphalien, 17.
Wettstein, 119, 131.
Weymouth (Lord), 69.
White D., 13, 15.
Wieland, 1, 38, 43, 131, 144.
Wielandiella, 38, **40**.
— *augustifolia*, 40.
Wight (Ile de —), 39.
Williamson, 14.
Williamsoniella, **40**, 43.
Wordsell, 21, 26, 27, 60, 126, 131.

X

Xérophytes, 8, 9.

Y

Yellow-pine, 68.
Yorkshire, 38, 137.

Z

Zamia, 3, 11, 22, 24, 25, 28, 29, 30, 31.
— *pigmea*, 33.
— *Skinneri*, 33.
Zamiacées, 23.
Zeiller, 75, 98, 144.
Zoïdogames, 3.

TABLE ANALYTIQUE

I. — PARTIE GENERALE

Généralités 1
Historique de la connaissance des Gymnospermes 1
Affinités des Gymnospermes avec les Cryptogames vasculaires 3
Caractères les plus généraux de l'appareil reproducteur 4
Caractères de l'appareil végétatif 6
Caractères anatomiques 6
Morphologie externe des Gymnospermes 7
Autres caractères particuliers des Gymnospermes 9
Répartition géographique 9
Importance des Gymnospermes dans la flore mondiale 9
Utilité pratique 10

II. — PARTIE SPECIALE

Classification des Gymnospermes ou Astigmatés 11

I. — LES PTÉRIDOSPERMÉES

Historique 13
Affinités 16
Phylogénie 17
Répartition paléontologique 18
Structure anatomique des Ptéridospermées, rapports avec celle des Cycadées et des Filicinées 18
Intérêt des Ptéridospermées 20

II. — LES NATRICES

Généralités 22
Ordre I : Cycadinées 23
Généralités 23
Appareil végétatif 24
Hypothèse de l'origine médulloséenne 26
Appareil végétatif (suite) 27
Anatomie de la feuille 29
La racine 30
Appareil reproducteur 31
Reproduction 32
Principaux genres et répartition géographique 33
Ordre II : Ginkgoïnées 34
Généralités 34
Evolution paléontologique 34
Appareil végétatif 34
Appareil reproducteur 35
Le genre Dicranophyllum 36
Résumé des caractères généraux des Ginkgoales 37
Ordre III : Bennettitinées 37
Distribution paléontologique 37

Appareil végétatif 38
Les Hémiangiospermes et la phylogénie des Angiospermes 40
Les genres Wielandiella et Williamsoniella 40
Les Caytoniales 41
Le genre Cycadocarpidium 42
Rapport de ces plantes avec les Magnoliacées 42
Question de l'origine des plantes à fleurs 42
Résumé des caractères des Bennéttitinées 42
Age et évolution des Bennéttitinées 43
Affinités des Bennéttitinées, la théorie de l'origine cycadoïdienne des plantes à fleurs 43
Affinités avec les Cycadinées 44
Affinités avec les Cryptogames vasculaires 44
Affinités avec les Angiospermes 44
Phylogénie des Angiospermes 45

III. — LES VECTRICES

Généralités 46

A. — Conifères 46

I. — *Partie générale :*
Distribution géographique 46
Appareil reproducteur 46
Rapports de l'écaille séminale et de l'écaille tectrice dans la série des Conifères 49
Etude de l'ovule adulte du Pin 50
Germination d'un grain de pollen de Pin 51
Pollinisation et formation de l'œuf chez le Pin 51
Développement de l'œuf 51
Fruit et graine chez les Conifères 52
L'embryon et le nombre des cotylédons 53
Appareil végétatif 53
Pousses longues et pousses courtes 55
Feuilles 55
Disposition des feuilles sur les rameaux 56
Concrescences 56
Durée de la feuille 57
Structure anatomique de l'appareil végétatif 57
Particularités du bois secondaire chez certaines Conifères 58
Les éléments excréteurs : canaux et cellules résinifères 59
Particularités, péridesme ou tissu de transfusion 59
Hypothèse de Wordsell 60

II. — *Etude systématique des Conifères :*
Les grandes divisions 60
Pinacées 60
Taxacées 60

a) Pinacées 62
Abiétées :
Généralités 62
Abies : Abies pectinata 63
Autres espèces d'Abies 63
Tsuga 64
Pseudotsuga 64
Pinus 65
Subdivisions du genre Pinus 66
Pins à 2 feuilles (section Pinaster) 66
Pins à 3 feuilles (section Taeda) 68
Pins à 5 feuilles (section Strobus) 68
Paléontologie du genre Pinus et autres Abiétées 69

Larix 71
Pseudolarix 71
Cedrus 72

Araucariées :

Généralités 73
Agathis ou Dammara 73
Araucaria 74
Walchia 75
Voltzia 76

Taxodiées :

Généralités 77
Sciadopitys 77
Sequoia 78
Cryptomeria 79
Taxodium 79
Cunninghamia 81

Cupressées :

Généralités 81
Callitris 82
Thuya 83
Cupressus 84
Juniperus 85

b) Taxacées 86

a) Taxacées rectiovulées ou Taxées 87
Taxus 87
Torreya 88
Cephalotaxus 88
Phyllocladus 89

b) Taxacées invertiovulées ou Podocarpées 89
Podocarpus 89
Dacrydium 90
Paléobotanique des Taxacées 91
Géobotanique des Taxacées 91

Distribution géographique actuelle des Coniférales 92
Quelques grands faits de géobotanique expliqués à propos des Gymnospermes 93
Palébotanique des Conifères 96
I. — Pinacées 96
II. — Taxacées 97
Rôle des Conifères fossiles en Stratigraphie 97

B. — Cordaïtacées ou Cordaïtales 98
Généralités. Distribution paléontologique. Les Artisia 98
Appareil végétatif. Morphologie 98
Anatomie 99
Appareil reproducteur 100
Caractères généraux (Résumé) 100
Les Poroxylées 101
Relations entre les Cordatales et les autres Gymnospermes 102
Résumé des caractères communs des Cordaïtales avec les Ptéridospermées, les Cycadales, les Coniférales et les Ginkgoales 103
L'ère des Conifères 105

IV. — LES GNÉTALES OU SACCOVULÉES

Caractères généraux des Gnétinées 106
Nombre d'espèces et répartition géographique 107

Famille des Ephédracées :

Appareil végétatif. Morphologie externe et anatomie 108
Appareil reproducteur. Valeur morphologique des pièces constituantes 110
La reproduction 112
Principales espèces, leur répartition géographique et leurs usages 114

Famille des Welwitschiacées :

Généralités, historique 115
Appareil végétatif de Welwitschia mirabilis 116
Appareil reproducteur 117
Discussion de la valeur morphologique des pièces florales 118
La formation du sac embryonnaire et la fécondation chez Welwitschia .. 120
Répartition géographique et mode de vie du Welwitschia 121

Famille des Gnétacées :

Caractères généraux 123
Appareil végétatif. Morphologie externe et anatomie 123
Appareil reproducteur 125
Théorie de la Gymnospermie vraie 126
Théorie de l'Angiospermie 126
Processus intimes de la sexualité chez le Gnetum 127
Résumé des caractères des Saccovulées ou Gnétales..... 128
Origines et affinités des Gnétales 129
Caractéristiques probables des Proangiospermes 130
Place des Gnétales dans la classification 130

III. — QUELQUES CONSIDERATIONS DE PHYLOGENIE ET DE PALEOGEOGRAPHIE

Descendance des Gymnospermes 132
Distribution paléontologique des Gymnospermes 134
Coup d'œil paléogéographique sur l'évolution des flores à la surface du globe 135
Aire d'origine des Angiospermes 137
Rapports de l'évolution des flores avec celle des continents 139
Notes bibliographiques 143

Table des planches de l'Atlas 145

Table alphabétique des matières 147

Table analytique 157

ERRATA

Page	5, ligne	29,	*lire :* fleur	*au lieu de :*	plante.
—	47, —	1,	— fleur	—	plante.
—	126, titre bas page,		— angiospermie	—	gymnospermie.